

LAURA PIOLI KREMER

**O EFEITO DOS FATORES BIÓTICOS SOBRE A DISTRIBUIÇÃO
DE ESPÉCIES EXÓTICAS MARINHAS, UM ESTUDO
LATITUDINAL**

CURITIBA
2014

LAURA PIOLI KREMER

**O EFEITO DOS FATORES BIÓTICOS SOBRE A DISTRIBUIÇÃO
DE ESPÉCIES EXÓTICAS MARINHAS, UM ESTUDO
LATITUDINAL**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Ecologia e Conservação. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação; Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Rosana Moreira da Rocha.

CURITIBA
2014



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Laura Pioli Kremer** para fins de adquirir o título de Doutora em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata. Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 04 de abril de 2014.

BANCA EXAMINADORA:

Prof.^a. Dr.^a. Rosana Moreira da Rocha
Orientadora e Presidente

Prof.^a. Dr.^a. Andreia Oliveira R. Junqueira
Membro

Prof. Dr. Luis Felipe Skinner
Membro

Prof. Dr. André Andrian Padial
Membro

Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana
Membro

Visto:
Prof.^a. Dra. Helena Cristina da S. de Assis
Coordenadora em exercício do PPG-ECO

AGRADECIMENTOS

Este trabalho não teria se concretizado sem o auxílio direto e indireto das diversas pessoas que convivi ao longo destes quatro anos. Cada pessoa que conheci, cada conversa e instante vivido colaboraram nesta etapa. Aqui, no entanto, restrinjo meus agradecimentos às pessoas que tiveram um envolvimento mais direto com esta tese.

À Rosana Moreira da Rocha pelo exemplo de disposição e vontade em compreender o mar. Por estar sempre disposta a orientar e discutir minhas inúmeras perguntas. Pelos anos de convivência científica que me fizeram ver as coisas de outra forma.

Às queridas pessoas que me receberam e gentilmente cederam toda a infraestrutura de seus laboratórios, ambientes de trabalho, muitas vezes disponibilizando seus carros e me hospedando em suas casas para que a fase de campo fosse concretizada. Meu muitíssimo obrigada para Tito Monteiro da Cruz Lotufo (LABOMAR-UFCE); Carla Menegola (LABPOR-UFBA); Álvaro Migotto (CEBIMAR-USP); Nelson Silveira (Fazenda Marinha Atlântico Sul).

Aos guerreiros que me acompanharam nas exaustivas etapas de campo, sempre com um bom humor impressionante, mesmo sabendo que nos dias seguintes estariam com as costas moídas: Aline dos Santos Klôh, Amarílis Brandão de Paiva, Caio Lívio Bezerra Holanda, Carlos Augusto de Oliveira Meireles, Cristiana Castello Branco, Fernando Menon, George Joaquim Garcia Santos, Isabela Monteiro Neves, João Eduardo Pereira de Freitas, Julio Cesar Cruz Fernandez, Maria Fernanda Bonetti, Ronaldo Ruy de Oliveira Filho, Wilson Franklin Junior.

Aos taxonomistas que gentilmente identificaram as amostras Carla Menegola (Porifera); Luciana Altvater, Ana Carolina Cabral e Maria Angélica Haddad (Cnidaria); Orlemir Carrerette dos Santos (Polychaeta); Leandro Manzoni Vieira (Bryozoa).

À Andre Padiã pela sempre disposição em me auxiliar nas análises estatísticas multivariadas.

Aos colegas do Instituto Federal de Santa Catarina, Benjamim Teixeira, Renata Acauan, Rodrigo Gomes e Rodenei Souza pela nova amizade e por terem tornado a conciliação do trabalho com a tese menos pesada.

Aos meus alunos que muito me ensinaram ao longo destes anos em sala de aula.

Aos colegas de laboratório pela grande amizade, conversas, desabafos, reclamações e alegrias compartilhadas: Aline Klôh, Ana Paula Rigo, Gustavo Gamba, Halina Heyse, Isabela Neves, Janaína Bumbeer, Karin Arruda, Livia Oliveira, Rafael Kauano, Sandra Andrade, Simone Takeuchi.

Às pessoas queridas que partiram mais cedo do que eu esperava, das quais sinto muita falta e que fizeram parte desta minha jornada, Dircélia Pioli e Viviane Carniel (*in memoriam*)

Ao Fernando Menon por todo amor e companheirismo e também por nunca ter cansado de repetir calma!! dará tudo certo!!

Aos meus pais e minha irmã pelo apoio para que este projeto fosse concretizado

Ao CNPq pela bolsa concedida

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
PREFÁCIO.....	3
CAPÍTULO I.....	9
INTRODUÇÃO.....	10
METODOLOGIA.....	13
RESULTADOS.....	15
DISCUSSÃO	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
CAPÍTULO II	30
INTRODUÇÃO	31
METODOLOGIA	34
RESULTADOS	37
DISCUSSÃO	43
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
CAPÍTULO III	53
INTRODUÇÃO	54
METODOLOGIA	57
RESULTADOS	59
DISCUSSÃO	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
ANEXO I	71

RESUMO

A bioinvasão é uma das maiores ameaças aos ecossistemas marinhos, sendo de fundamental importância compreender quais fatores regulam a introdução de espécies nesses ambientes. Sabe-se que a predação e a disponibilidade de recursos alteram a resistência biótica das comunidades. Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi compreender como a predação e a disponibilidade de recurso (substrato livre) atuam para a determinação da invasão em áreas de risco, bem como avaliar o efeito destes fatores na determinação dos padrões latitudinais de bioinvasão por invertebrados da comunidade incrustante. Para isto dois experimentos foram realizados em quatro pontos ao longo da costa brasileira: Santa Catarina, São Paulo, Bahia e Ceará, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27°S. O primeiro capítulo da tese visou compreender como a predação regula as comunidades incrustantes em áreas de substrato artificial ao longo da costa brasileira, enfatizando a capacidade dos predadores presentes nestas áreas em limitar a colonização e estabelecimento exitoso de espécies exóticas. Para isso um grupo de unidades amostrais foi submetida à predação, enquanto em outro grupo houve a exclusão de predadores. Foi observado que a predação é um fator-chave para a determinação das comunidades incrustantes, selecionando espécies com uma melhor estrutura de defesa. Ainda, a predação atuou como um importante fator controlador de espécies exóticas, já que houve diminuição da abundância dessas espécies nas placas sujeitas à predação. O objetivo do segundo capítulo foi entender como a perturbação não seletiva atua para a estruturação da comunidade. O experimento consistiu na liberação de espaço pela remoção dos organismos presentes de modo a disponibilizar espaço para a colonização de espécies. Após três meses de desenvolvimento da comunidade, foram aplicados os tratamentos que consistiram na liberação de 6, 12, 25 e 50% da área da placa. Foi observado que comunidades de substratos artificiais são bastante resilientes à perturbação, voltando rapidamente ao estágio anterior. Ainda, a intensidade de perturbação não influenciou a porcentagem de cobertura de espécies exóticas ou nativas. O terceiro capítulo teve como objetivo avaliar a presença de espécies exóticas e testar mecanismos de resistência biótica em uma perspectiva latitudinal. Não foi observado declínio do número de espécies exóticas nas regiões tropicais. Também não foi observado aumento das interações bióticas nas menores latitudes, já que a intensidade de predação e a utilização do recurso limitante espaço não foi maior em sentido às menores latitudes. Desta forma, observa-se que comunidades marinhas incrustantes de substratos artificiais ao longo da costa brasileira são fortemente controladas por predadores, porém bastante resilientes à liberação de espaço, independentemente da latitude estudada. Assim a predação, apesar de não apresentar um padrão latitudinal, pode limitar a abundância de espécies exóticas, enquanto processos de interações entre as espécies durante a ocupação do espaço não foram capazes de controlar bioinvasão.

ABSTRACT

Bioinvasion is one of the major threats to marine ecosystems and a key concern is to understand the processes that control the introduction of species in a new environment. Predation and the availability of primary space can alter the biotic resistance of fouling communities. In this context, the main goal of this study was to understand how predation and pattern of space occupation operate to control bioinvasion in a latitudinal perspective. We conducted two experiments on communities of sessile marine invertebrates in four regions of Brazil: Santa Catarina, São Paulo, Bahia e Ceará, including a latitude between 3° e 27° S. The first was a predator exclusion experiment. The second experiment consisted in submitting a three-month-old community to different disturbance intensities which exposed primary substrate. The disturbance magnitudes tested were 6%, 12%, 25% e 50% of the community removed. The first chapter of this thesis examined how predation can regulate encrusting communities on artificial substrates in Brazilian coast. Specifically, we tested whether predators may limit the introduction and establishment of exotic species by a predator exclusion experiment. Predation was shown to be a key factor to fouling communities, favoring species with better defenses. Additionally, we show that predation can regulate community structure by reducing the abundance of exotic species. The goal of the second chapter was to understand how disturbance structures fouling communities. The fouling communities studied were very resilient to disturbance, quickly returning to the stage prior to the disturbance. Further, disturbance did not affect the abundance of exotic species. In the third chapter we tried to understand the biogeographical pattern of biotic resistance along Brazilian coast. Contrary to expectation, the tropical region did not have less exotic species and predation and space occupation were not more intense in tropical areas. In conclusion, this study demonstrates that marine fouling communities along the Brazilian coast are under intense control of predators, but are less susceptible to disturbance, independently of the latitude. Predation can limit the abundance of exotic species, although without a latitudinal pattern, while interactions during space occupation were not capable of limiting bioinvasion.

PREFÁCIO

Os oceanos representam cerca de 71% da área do planeta Terra e são compostos por ecossistemas diversos como praias arenosas, recifes de coral, manguezais, costões rochosos, entre outros. Estes ecossistemas marinhos são responsáveis por inúmeros bens e serviços indispensáveis à manutenção da vida, como por exemplo, a regulação climática, ciclagem de nutrientes, armazenamento de carbono, provisão de alimento e produtos naturais (Beaumont et al., 2007; Halpern et al., 2012). Dentre as principais ameaças aos ecossistemas marinhos, destaca-se a bioinvasão, ou seja, a introdução de espécies exóticas (Costello et al., 2010). Uma espécie é considerada exótica quando presente em uma região onde não ocorreria de modo natural, se não houvesse o transporte humano. Os danos ambientais causados pela introdução de espécies podem ser extensos e são considerados como uma forma única de poluição, a poluição biológica (Elliott, 2003).

Várias são as formas de introdução de espécies nos ambientes marinhos e, de modo geral, as introduções são classificadas como intencionais ou não intencionais. As introduções intencionais ocorrem quando há a intenção na introdução, como a introdução de espécies para o cultivo. Um exemplo em áreas costeiras foi a introdução da ostra nativa do sudeste asiático, *Crassostrea gigas*, principal espécie cultivada e comercializada no sul do Brasil. As introduções não intencionais ocorrem acidentalmente e, desta forma, são aquelas de controle mais difícil. O principal vetor para a introdução não intencional de espécies marinhas é o transporte por meio de navios, tanto de espécies presentes em água de lastro como de espécies que são transportadas incrustadas nos cascos. O transporte e introdução de espécies vem sendo assunto de profundos debates na comunidade acadêmica e observa-se um aumento contínuo do número de registros de espécies exóticas marinhas em diferentes partes do mundo (Ruiz et al., 2000, 2011; Sax & Gaines, 2003). Apesar de crescentes estudos nesta área de conhecimento, a classificação do status das espécies como nativa ou exótica ainda é objeto de discussões, principalmente nos ambientes marinhos, em que a maioria das introduções não são percebidas facilmente. Outro fator que dificulta a classificação das espécies é a falta de registros históricos em algumas regiões, como no Brasil. Desta forma, espécies que não podem ter seu status definido são classificadas como criptogênicas, sensu Carlton (1996).

Cerca de 90% do comércio internacional se faz por atividades portuárias e a movimentação de grandes embarcações no Brasil segue em um ritmo crescente. Em dez anos a movimentação de cargas nos portos brasileiros passou de cerca de 450 milhões de toneladas em 1999 à 750 milhões de toneladas transportadas no ano de 2009 (ANTAQ, 2011). Desta forma, o intenso fluxo faz com

que o Brasil represente um importante importador e exportador, além das cargas, de espécies exóticas. Devido ao número crescente de espécies exóticas registradas na costa brasileira, recentemente foi publicada uma compilação com as principais espécies que foram introduzidas na costa, o Informe sobre as Espécies Exóticas Invasoras Marinhas no Brasil (Lopes, 2009), que representou um importante passo para o reconhecimento da problemática da bioinvasão. Dentre as espécies elencadas na publicação 69% dos registros de introdução na costa brasileira (40 espécies) são de espécies zoobentônicas (Lopes et al. 2009).

Ambientes urbanizados como áreas portuárias, marinas e parques aquícolas são peças-chave para o processo de bioinvasão. Estas áreas apresentam grande pressão de introdução de propágulos, já que são áreas com intenso fluxo de embarcações de grande e pequeno porte. Além da grande pressão de propágulos, apresentam predominância de substratos artificiais como as pilastras, piers e flutuantes, que disponibilizam substratos para a colonização das espécies incrustantes. Ainda, estas áreas apresentam características ambientais que favorecem o estabelecimento exitoso de espécies exóticas, pois geralmente são baías calmas, com grande quantidade de nutrientes, oriundos da intensa atividade antropogênica local, que servem como alimento para espécies filtradoras (Sarà et al., 2007). Estas áreas ainda apresentam grande concentração de poluentes, que podem reduzir a abundância de espécies nativas e aumentar a dominância de espécies exóticas (Piola & Johnston, 2007). Devido às peculiares características citadas acima, estas áreas são mais suscetíveis à colonização de espécies exóticas e, portanto, com uma maior proporção destas quando comparadas aos ambientes naturais. Este fato tem feito com que alguns autores considerem estas áreas como “hotspots de invasão” (Bulleri & Chapman, 2010), ou áreas de risco (termo que será utilizado ao longo da tese). Desta forma, estas áreas agem como brechas para a colonização de espécies exóticas e fonte para a colonização de ambientes mais resistentes à bioinvasão (Fig. 1), sendo de fundamental importância a compreensão dos fatores ecológicos que regulam as comunidades nestes ambientes.

A capacidade de estabelecimento em novo ambiente depende das características da espécie introduzida como a tolerância fisiológica e a capacidade competitiva, bem como de características da comunidade invadida, como a presença de competidores dominantes, predadores e condições abióticas (Suarez e Tsutsui 2008). Todas estas interações determinarão a distribuição latitudinal dos organismos e a amplitude da área de distribuição da espécie no novo ambiente. A distribuição latitudinal das espécies é um dos padrões mais robustos na biogeografia e pressupõe que a diversidade de espécies é uma variável indiretamente proporcional à latitude (Pianka, 1966). Da mesma forma, espécies exóticas parecem seguir os mesmos padrões de distribuição latitudinal do que as espécies nativas em regiões não tropicais (Sax, 2001). Fora dos trópicos é observada uma

relação inversa entre a riqueza de espécies exóticas e a latitude. Por outro lado, a região tropical apresenta uma diversidade de espécies exóticas baixa. Segundo Sax (2001), esta baixa riqueza de espécies exóticas nos trópicos poderia ser causada pela maior intensidade das interações ecológicas bióticas nos trópicos, que limitariam a colonização de espécies exóticas.

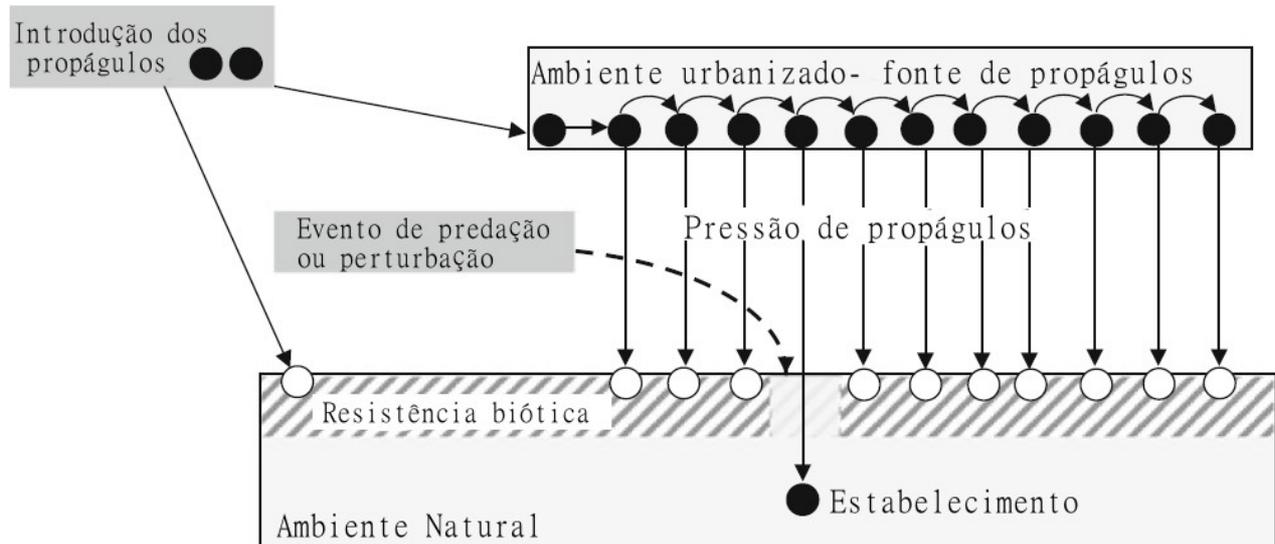


Fig. 1: Esquema demonstrando o papel de ambientes urbanizados para a invasibilidade dos ambientes naturais. Círculos pretos representam propágulos que conseguiram se estabelecer e círculos brancos representam propágulos que não tiveram sucesso na colonização. A resistência biótica de ambientes naturais é capaz de barrar a entrada de novas espécies. Porém estes propágulos acabam colonizando ambientes artificiais que são menos resistentes à invasão. Desta forma ambientes urbanizados agem como fontes constantes de propágulos para a colonização do ambiente natural. Quando a resistência biótica da comunidade nativa for diminuída por eventos de predação ou perturbação há a invasão dos ambientes naturais. Modificado de Dumont e colaboradores (2011).

Quando se trata do manejo de invasões biológicas, a tomada rápida de decisões é essencial para evitar os danos causados pela introdução de espécies (Hulme, 2006), já que, uma vez estabelecida, a erradicação da espécie, além de ter um custo alto, é normalmente sem sucesso (Coutts & Forrest, 2007). Porém essa só é possível com reconhecimento precoce de espécies exóticas no ambiente. Para que haja uma detecção precoce da introdução, é essencial o conhecimento e monitoramento periódico da fauna local. Outro ponto importante para a prevenção e erradicação de espécies exóticas é compreender o processo de invasão, prevendo quais as barreiras para a introdução de uma espécie e quais as consequências desta introdução. Além disso, estabelecer os limites de distribuição das espécies nativas e exóticas e entender as causas do gradiente de distribuição pode contribuir para assuntos de interesse econômico imediato, como por exemplo, a resposta dos organismos ao aquecimento global e a elaboração de modelos preditivos de invasão (Gaston 2000).

Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi compreender como as interações bióticas atuam para a determinação da invasão em áreas de risco, bem como avaliar o efeito dessas interações na determinação dos padrões latitudinais de bioinvasão por invertebrados da comunidade incrustante. Sabe-se que tanto a predação como a disponibilidade de recursos alteram a resistência biótica das comunidades. Desta forma, estes dois fatores ecológicos foram testados. Para isso dois experimentos foram executados em diferentes regiões ao longo da costa brasileira, em Santa Catarina, São Paulo, Bahia e Ceará. Ressalta-se que ao longo da tese os termos “espécie exótica” e “espécie introduzida” serão considerados como sinônimos de acordo com Richardson e colaboradores (2011).

O primeiro capítulo da tese visou compreender como a predação regula as comunidades incrustantes em áreas de risco ao longo da costa brasileira, enfatizando a capacidade dos macropredadores presentes nessas áreas em limitar a introdução e o estabelecimento de espécies exóticas. Especificamente, o trabalho testou a hipótese de que a predação por macropredadores, especialmente peixes, é um importante fator de resistência à invasão, de modo a reduzir o número de espécies introduzidas em relação à riqueza regional e reduzir a abundância das espécies introduzidas.

O segundo capítulo avaliou como a perturbação não seletiva atua para a estruturação da comunidade, resiliência e resistência biótica a bioinvasores. Especificamente, foi testada a resposta destas comunidades à liberação do recurso limitante espaço, decorrente de diferentes intensidades de perturbação aplicadas. A principal hipótese testada no trabalho é que haja uma menor resiliência da comunidade com o aumento da intensidade de perturbação, ou seja, a maior liberação de espaço. Espera-se também que comunidades submetidas a maiores intensidades de perturbação sejam mais susceptíveis a colonização de espécies exóticas.

No terceiro capítulo foi analisada a distribuição de espécies em áreas de risco ao longo da costa e avaliados os fatores que atuam para o estabelecimento de espécies exóticas nestas áreas em uma perspectiva latitudinal. Especificamente, foi testada a hipótese de que haveria um declínio do número de espécies exóticas próximo ao equador que seria causado por uma maior resistência biótica nestas localidades. Dois mecanismos de resistência biótica foram testados, a predação e a disponibilidade de recurso (substrato livre). As principais hipóteses testadas no presente trabalho são de que nos trópicos haveria uma maior pressão de predação e uma ocupação de espaço mais efetiva do que nas maiores latitudes, reduzindo assim a bioinvasão nestas áreas em relação às regiões subtropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTAQ. Porto Verde: modelo ambiental portuário. Brasília: ANTAQ, 2011. Disponível em: <http://www.antaq.gov.br/Portal/pdf/PortoVerde.pdf>. Acesso em 20 ago 2013.
- Beaumont N.J., Austen M.C., Atkins J.P., Burdon D., Degraer S., Dentinho T.P., Derous S., Holm P., Horton T., van Ierland E., Marboe a H., Starkey D.J., Townsend M., & Zarzycki T. (2007) Identification, definition and quantification of goods and services provided by marine biodiversity: implications for the ecosystem approach. *Marine pollution bulletin*, **54**, 253–65.
- Bulleri F. & Chapman M.G. (2010) The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 26–35.
- Carlton J. (1996) Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology*, **77**, 1653–1655.
- Costello M.J., Coll M., Danovaro R., Halpin P., Ojaveer H., & Miloslavich P. (2010) A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PloS one*, **5**, e12110.
- Coutts A.D.M. & Forrest B.M. (2007) Development and application of tools for incursion response: Lessons learned from the management of the fouling pest *Didemnum vexillum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **342**, 154–162.
- Dumont C., Gaymer C., & Thiel M. (2011) Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biological Invasions*, **13**, 2023–2034.
- Elliott M. (2003) Biological pollutants and biological pollution--an increasing cause for concern. *Marine pollution bulletin*, **46**, 275–80.
- Gaston K (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Halpern B.S., Longo C., Hardy D., McLeod K.L., Samhuri J.F., Katona S.K., Kleisner K., Lester S.E., O’Leary J., Ranelletti M., Rosenberg A. a, Scarborough C., Selig E.R., Best B.D., Brumbaugh D.R., Chapin F.S., Crowder L.B., Daly K.L., Doney S.C., Elfes C., Fogarty M.J., Gaines S.D., Jacobsen K.I., Karrer L.B., Leslie H.M., Neeley E., Pauly D., Polasky S., Ris B., St Martin K., Stone G.S., Sumaila U.R., & Zeller D. (2012) An index to assess the health and benefits of the global ocean. *Nature*, **488**, 615–20.
- Hulme P.E. (2006) Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 835–847.
- Lopes R.M (2009) Informe sobre as Espécies Exóticas Invasoras Marinhas no Brasil. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, Série Biodiversidade 33, 439p.
- Lopes R.M, Cunha, D.R., Santos, K.C. Estatísticas sobre as espécies exóticas marinhas registradas na zona costeira brasileira. In: Lopes, R.M. (2009) Informe sobre as Espécies Exóticas Invasoras Marinhas no Brasil. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, Série Biodiversidade 33, 439p.
- Pianka E. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, **100**, 33–46.
- Piola R.F. & Johnston E.L. (2007) Pollution reduces native diversity and increases invader dominance in marine hard-substrate communities. *Diversity and Distributions*, **14**, 329–342.
- Richardson, D.M., Pyšek, P. & Carlton, J.T. (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: *Fifty years of invasion ecology. The legacy of Charles*

Elton. Ed.D.M.Richardson, pp. 409–420, Wiley-Blackwell, Oxford.

- Ruiz G., Fofonoff P., & Carlton J. (2000) Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual review of ecology and systematics*, **31**, 481–531.
- Ruiz G.M., Fofonoff P.W., Steves B., Foss S.F., & Shiba S.N. (2011) Marine invasion history and vector analysis of California: a hotspot for western North America. *Diversity and Distributions*, **17**, 362–373.
- Sarà G., Lo Martire M., Buffa G., Mannino A.M., & Badalamenti F. (2007) The fouling community as an indicator of fish farming impact in Mediterranean. *Aquaculture Research*, **38**, 66–75.
- Sax D. (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 139–150.
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 561–566.
- Suarez A.V., Tsutsui N.D. (2008) The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology* **17**, 351–360.

A IMPORTÂNCIA DE MACROPREDADORES PARA O CONTROLE DE ESPÉCIES EXÓTICAS MARINHAS BENTÔNICAS EM ÁREAS DE RISCO.

(Artigo formatado para a revista Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems)

RESUMO

Ambientes com substratos consolidados desempenham um papel importante para a distribuição de espécies exóticas, sendo grande parte dos registros de bioinvasão associados a substratos artificiais. A predação é um fator ecológico capaz de impedir a colonização e expansão de espécies exóticas, tanto em ambientes naturais quanto em artificiais. O objetivo do presente trabalho foi compreender como a predação regula as comunidades incrustantes em áreas dominadas por substratos artificiais ao longo da costa brasileira, enfatizando a capacidade dos predadores presentes nestas áreas em limitar a introdução e estabelecimento de sucesso de espécies exóticas. Experimentos de exclusão de predadores foram realizados em quatro pontos ao longo da costa brasileira: Santa Catarina, São Paulo, Bahia e Ceará, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27 °S. Noventa e nove espécies colonizaram as placas, sendo 14 introduzidas e 18 nativas. Apesar de não haver diferença na riqueza de espécies, a composição da comunidade foi diferente nas unidades amostrais submetidas aos diferentes tratamentos e um mesmo padrão foi observado em todas as áreas, uma menor abundância de espécies introduzidas nas placas sujeitas à predação. Ainda, a predação atuou de forma a selecionar as espécies com melhores estruturas de defesa. Desta forma, o presente estudo demonstrou que a predação é um fator ecológico determinante para comunidades marinhas incrustantes, enfatizando a importância de conservação das populações de predadores.

Palavras-chave: Comunidade Marinha Incrustante; Bioinvasão; Ascidiacea; Bryozoa; Substratos Artificiais, Resistência Ambiental.

INTRODUÇÃO

A sobreexploração de recursos pesqueiros é uma das grandes ameaças aos ecossistemas costeiros (Jackson et al., 2001), causando a diminuição das populações diretamente exploradas, que de modo geral pertencem aos níveis tróficos mais altos, ou seja, predadores de topo com alto valor comercial. Ainda, pode afetar a abundância de níveis tróficos subsequentes, fenômeno conhecido como efeito de cascata trófica (Paine, 1980). Este efeito pode ser constatado observando a dinâmica de comunidades bentônicas (Rilov e Schiel, 2006; Ling et al., 2009), podendo, inclusive, serem reconhecidos múltiplos estados estáveis nestas comunidades (*sensu* Sutherland, 1974), dependendo de quais espécies-alvo são exploradas.

Dentre os predadores das comunidades marinhas bentônicas sésseis destacam-se invertebrados como planárias, crustáceos, estrelas-do-mar e ouriços, bem como peixes, sendo que muitos destes representam importantes recursos pesqueiros. Ressalta-se que com a crescente escassez de recursos de níveis tróficos mais altos está havendo a migração da exploração de recursos marinhos para níveis mais baixos na cadeia trófica, um fenômeno conhecido por “fishing down food webs” (Steneck et al., 2004; Bruno e Connor, 2005; Pauly e Palomares, 2005; Gadda e Marcotullio, 2012). Com a migração de exploração para patamares mais baixos da cadeia alimentar, espera-se que os efeitos da predação sobre a comunidade marinha bentônica sejam mais evidentes, já que haverá uma distância menor entre a espécie explorada e os níveis tróficos mais basais.

Ambientes com substratos consolidados desempenham um papel importante para a distribuição de espécies exóticas, sendo grande parte dos registros de bioinvasão associados a este tipo de substrato. Dentre os substratos consolidados, destacam-se os artificiais, com a maioria dos registros de espécies exóticas (Ruiz et al., 2009). Diversos trabalhos mostram a diferença na composição da comunidade bentônica marinha de substratos artificiais, quando comparados com a comunidade dos ambientes naturais (Connell e Glasby, 1999; Glasby et al., 2007; Tyrrell e Byers, 2007). A maioria dos substratos artificiais, como as pilastras, piers e flutuadores, disponibilizam área para a colonização de espécies bentônicas e geralmente estão localizados em áreas com intenso fluxo de embarcações, portanto, com grande pressão de introdução de propágulos exóticos. Ainda, estas áreas apresentam características ambientais que favorecem o sucesso de estabelecimento das espécies incrustantes, pois estão em regiões de baías calmas, com baixa perturbação física. Devido à intensa atividade antropogênica nestes locais, há uma grande concentração de matéria orgânica, que serve como alimento para espécies filtradoras (Sara, 2006). Estas áreas também apresentam maiores concentrações de poluente que podem reduzir a abundância de espécies nativas e aumentar a dominância de espécies exóticas, que apresentam maior tolerância fisiológica a alguns poluentes (Piola e Johnston, 2008). Além das áreas portuárias, as marinas e parques aquícolas também

apresentam características semelhantes, porém com fluxo de pequenas embarcações e predomínio de transporte regional, consistindo igualmente em áreas favoráveis ao estabelecimento bem-sucedido de espécies exóticas. Estas características fazem com que estes ambientes sejam mais vulneráveis a introdução de espécies (Bulleri e Chapman, 2010), podendo ser consideradas áreas de risco, ou seja, áreas mais suscetíveis à colonização de espécies exóticas e, portanto, com uma maior proporção destas quando comparadas aos ambientes naturais. Estas áreas também funcionam como fontes constantes de propágulos para invasão do ambiente natural, que seria menos vulnerável a este processo (Ruiz et al., 2009; Dumont et al., 2011). Além da diferente composição da fauna incrustante nos ambientes artificiais, estudos apontam diferenças na composição de peixes entre estes dois tipos de ambientes (Rilov e Benayahu, 2000; Wen et al., 2010). Desta forma, os ambientes artificiais mostram-se peculiares e, por tratarem-se de fontes de introdução para o ambiente natural, faz-se urgente o entendimento das dinâmicas ecológicas locais para que seja possível compreender quais fatores controlam a entrada e estabelecimento de espécies exóticas nestes ambientes e conseqüentemente tomar medidas mais efetivas para a prevenção e controle.

A predação é geralmente enfatizada pelo controle direto de níveis tróficos inferiores (Menge, 2000), e pode possibilitar a coexistência de espécies com menor capacidade de competição (Paine, 1974), já que pode controlar a dominância de espécies em uma determinada região, evitando o monopólio de espécies competitivamente superiores. Ainda, pode controlar o desenvolvimento da comunidade agindo sobre os recrutas, impedindo a ocupação de comunidades estáveis por espécies com uma grande capacidade de assentamento larval (Osman e Whitlatch, 1998; Osman e Whitlatch, 2004). Ressalta-se que uma grande capacidade reprodutiva é característica comum de espécies invasoras (Kremer et al., 2010) e em áreas de risco, onde há grande pressão de colonização de propágulos exóticos. Vários estudos apontam a eficiência da predação como controle e até mesmo impedimento de colonização de espécies exóticas (De Riviera et al., 2005; Rilov 2009; Carlsson et al., 2009; Dumont et al., 2009; Carlsson et al., 2011). Por outro lado, a predação pode agir facilitando o estabelecimento de sucesso de algumas espécies exóticas, liberando-as de competidores por preferência de predação de espécies nativas (Madrigal et al., 2011). Ainda, a predação pode não exercer efeito significativo para a modificação da comunidade e controle de espécies exóticas (Connell et al., 2001; Moreira e Creed, 2012), sendo este provavelmente um resultado subestimado, já que na maioria das vezes resultados negativos não são publicados.

Desta forma, considerando-se a crescente pressão antrópica sobre os recursos pesqueiros, os efeitos variáveis da predação, a escassez de estudos sobre predação nas regiões tropicais e em ambientes consolidados, a peculiaridade dos ambientes artificiais e a crucialidade destes ambientes na colonização exitosa de espécies exóticas, fazem-se essenciais estudos que enfoquem o efeito da

predação sobre o estabelecimento de espécies exóticas em larga escala para que seja compreendida a dinâmica ecológica de controle de espécies exóticas nestes ambientes. Assim, o objetivo do presente trabalho foi compreender como a predação regula as comunidades incrustantes em áreas de risco ao longo da costa brasileira, enfatizando a capacidade dos predadores presentes nestas áreas em limitar a introdução e estabelecimento de sucesso de espécies exóticas. Especificamente, o trabalho testou a hipótese de que a predação por macropredadores é um importante fator de resistência à invasão, de modo a reduzir o número de espécies introduzidas em relação à riqueza regional e reduzir a abundância das espécies introduzidas.

METODOLOGIA

Áreas de estudo

Um mesmo experimento foi repetido em quatro pontos ao longo da costa brasileira, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27 °S (Fig. 1). Os pontos amostrados foram escolhidos por serem considerados áreas de risco, pois apresentavam grande fluxo de embarcações de pequeno ou grande porte e amplas áreas de substrato artificial para a colonização da fauna marinha incrustante.

Em Santa Catarina, a área escolhida foi Ribeirão da Ilha (27°44'35"S; 48°33'31"W), região de cultivo de ostras localizada ao sul da Ilha de Florianópolis. Em São Paulo, o experimento foi montado no Iate Clube Ilha Bela, Ilha Bela (23°46'27"S; 45°21'20"W), localizado no litoral norte do estado de São Paulo, no canal de São Sebastião que separa a ilha de São Sebastião da costa. Na Bahia, o experimento foi executado na Marina de Itaparica, Itaparica (12°53'21"S; 38°41'03"W) que se localiza dentro da Baía de Todos os Santos, região de características marinhas, mas com menor hidrodinamismo do que o mar aberto. No Ceará o experimento foi executado no Terminal Portuário do Pecém, São Gonçalo de Amarante (03°32'54"S; 38°48'44"W), localizado a cerca de 60 km distante da capital do estado, Fortaleza.



Fig.1: Mapa do Brasil. As áreas cinzas representam os estados amostrados com os locais de coleta representados pelos pontos pretos.

Delineamento experimental

O efeito da predação na colonização do substrato foi avaliado utilizando-se placas de polietileno negro com área de 144 cm² como unidades amostrais. As placas foram colocadas no interior de estruturas utilizadas para o cultivo de ostras (lanternas), que possuem cinco andares com bandejas (pisos) confeccionados com pratos plásticos de 40 cm de diâmetro, vazados para permitir o fluxo de água no interior das estruturas. Apresentam tamanho de malha de 5 mm e comprimento total de 1 m. As placas foram fixadas por abraçadeiras à superfície inferior das bandejas, voltadas ao fundo. O tratamento consistiu na abertura de duas áreas retangulares (25x12 cm) da tela de proteção das lanternas em andares intercalados a fim de permitir o acesso de predadores às placas (“com predação”). Nos outros andares nenhum procedimento foi realizado com o intuito de servir como gaiola de exclusão de predação (“sem predação”). Foram utilizadas 10 réplicas de cada tratamento em cada uma das localidades. Todos os experimentos foram executados no período de verão, que, de modo geral, apresenta maior recrutamento de espécies. Os experimentos foram colocados no mês de outubro de anos subsequentes e retirados após três meses. As lanternas foram amarradas a cordas principais de cultivos ou entre pilastras de marinas em cada uma das localidades de estudo. No Ceará e na Bahia as placas foram colocadas em outubro de 2010, em São Paulo e Santa Catarina, em outubro de 2011. Em janeiro do ano seguinte, as placas foram retiradas das lanternas, fotografadas, colocadas em solução de óleo de menta em água do mar (para relaxamento dos indivíduos) e fixadas em formalina 4%. Em laboratório as placas foram analisadas sob lupa. Foi avaliada a riqueza total e a abundância de cada uma das espécies. A abundância foi avaliada pelo método de pontos, utilizando-se 50 pontos uniformemente dispostos sobre a placa, para espécies raras foi atribuído valor de 0.5% de cobertura. Cada um dos organismos presentes foi identificado e classificado como nativo, introduzido ou criptogênico baseado em bibliografias (ANEXO I)

A comparação da riqueza, porcentagem de cobertura dos organismos nas placas e porcentagem de espaços vazios entre os diferentes tratamentos foi realizada por *Student t test*. Para avaliação da estruturação da comunidade, foram realizadas análises multivariadas de ordenação (nMDS) e inferência (ANOSIM) utilizando-se o pacote R 2.15.1 (R Core Team, 2012). Quando necessário, para cumprimento das premissas dos testes, os dados de porcentagem de cobertura foram transformados em arcoseno da raiz quadrada da proporção. Para avaliação da porcentagem de cobertura das espécies por status de introdução, a porcentagem de cobertura de espécies introduzidas e nativas nos diferentes tratamentos foi somada para cada uma das unidades amostrais. Não foi observada diferença da comunidade entre lanternas, desta forma as unidades amostrais (placas) serviram como réplicas.

RESULTADOS

Em Ribeirão da Ilha, Santa Catarina 28 espécies colonizaram as placas. Destas, 10 espécies foram apenas classificadas em morfotipos, pois não foi possível a identificação em nível específico. Das 18 espécies identificadas, 11 são consideradas criptogênicas, seis introduzidas e apenas uma, a ascídia *Trididemnum orbiculatum*, nativa (ANEXO I). Nesta localidade, a riqueza de espécies não diferiu entre as placas com acesso de predadores e sem predação (Tabela 1). A quantidade de espaços vazios diferiu entre os tratamentos, porém para ambos tratamentos a porcentagem de cobertura média de espaços vazios foi muito pequena (Tabela 1).

Tabela 1: Média da porcentagem de cobertura de espaços vazios e riqueza nos diferentes tratamentos nas localidades estudadas. Valores maiores em negrito.

	Com predação	Sem predação	Teste t
Santa Catarina			
Espaço vazio	3.0 ± 0.34	0.76 ± 0.76	t = 5.9; gl = 18; p < 0.05
Riqueza total	9.9 ± 1.83	7.4 ± 2.3	t = 2.1; gl = 18; p > 0.05
São Paulo			
Espaço vazio	2.0 ± 2.7	10.4 ± 3.8	t = 4.9; gl = 18; p < 0.05
Riqueza total	16 ± 2.2	18.5 ± 2.4	t = 1.7; gl = 18; p > 0.05
Bahia			
Espaço vazio	12 ± 6.9	6.9 ± 7.8	t = 1.4; gl = 16; p > 0.05
Riqueza total	6.9 ± 7.8	12 ± 6.9	t = 0.1; gl = 16; p > 0.05
Ceará			
Espaço vazio	15.5 ± 8.7	23.1 ± 13.3	t = 1.1; gl = 16; p > 0.05
Riqueza total	10.8 ± 1.5	9.8 ± 1.62	t = 1.1; gl = 16; p > 0.05

Apesar da riqueza não diferir entre os tratamentos, a composição da comunidade diferiu entre as placas predadas e não predadas (Fig. 2A; ANOSIM R = 0.79, p < 0.05). Considerando os grupos taxonômicos mais abundantes, observa-se que a porcentagem de cobertura de cirripédios foi maior (t = 4.1; gl = 18; p < 0.05; Fig. 3A) nas placas que foram predadas, enquanto a das ascídias foi menor (t = 8.5; gl = 18; p < 0.05; Fig. 3A) nestas placas e os briozoários apresentaram porcentagem de cobertura similar entre os tratamentos (t = 0.05; gl = 18; p > 0.05; Fig. 3A). Considerando a soma da porcentagem de cobertura das espécies introduzidas, observa-se que a porcentagem de cobertura média nas placas sem predação (85.8 % ±21.1) foi maior (t=8.0; g.l.=18;

$p < 0.05$) do que nas placas com acesso aos predadores ($9.7 \% \pm 4.5$; Fig. 4A), bem como a proporção de espécies introduzidas em relação à riqueza de cada placa ($t=3.9$; g.l.=18; $p < 0.05$). A abundância de espécies nativas foi mínima e não puderam ser realizados testes estatísticos (Fig. 4B).

No Iate Clube Ilha Bela, São Paulo, foi observada a maior riqueza local de espécies das localidades estudadas. As placas foram colonizadas por 46 morfotipos, dos quais 10 não puderam ser classificados em nível específico. Das 36 espécies identificadas 20 são classificadas como criptogênicas, 10 são nativas para a região e seis introduzidas (ANEXO I). A riqueza de espécies não diferiu entre as placas com acesso de predadores e as placas sem predadores (Tabela 1). A abundância de áreas vazias foi maior nas placas sem predação do que nas placas predadas (Tabela 1). A composição da comunidade diferiu entre os tratamentos (Fig. 2B; ANOSIM $R=0.33$ $p < 0.05$). A porcentagem de cobertura de cirripédios e ascídias foi similar entre os tratamentos ($t=0.6$; $t=0.76$, respectivamente; g.l.=18; $p > 0.05$), porém a cobertura briozoários foi maior nas placas com predadores ($t=0.7$; g.l.=18; $p < 0.05$; Fig. 3B). Considerando a soma da porcentagem de cobertura das espécies consideradas introduzidas e nativas por placa, observa-se que a porcentagem de cobertura média de espécies introduzidas nas placas em que houve predação ($14.3 \% \pm 6.56$) foi menor ($t=4.1$; g.l.=18; $p < 0.05$) do que nas placas sem predadores ($20.9 \% \pm 6.23$; Fig. 4C). A porcentagem de cobertura média de espécies nativas foi pequena e não diferiu entre os tratamentos ($t=0.02$; g.l.=19; $p > 0.05$; Fig. 4D), nem a proporção de espécies introduzidas em relação à riqueza de cada placa ($t=1.7$; g.l.=18; $p > 0.05$).

Em Itaparica, Bahia, uma das estruturas do experimento foi perdida e por isso apenas 9 réplicas de cada um dos tratamentos foram analisadas. Nas 18 placas analisadas houve a colonização de 40 morfotipos. Destes, nove não puderam ser identificados em nível específico. Das 31 espécies identificadas, 17 são consideradas criptogênicas, sete introduzidas e sete nativas (ANEXO I). A riqueza de espécies não variou entre os tratamentos, nas placas com predação e sem predação, bem como a quantidade de espaços vazios (Tabela 2). Porém houve diferença na composição da comunidade entre os tratamentos (Fig. 2C; ANOSIM $R=0.66$; $p < 0.05$). A porcentagem de cobertura de cirripédios e briozoários foi maior nas placas com acesso a predadores ($t=2.0$; $t=5.5$, respectivamente; g.l.=16; $p < 0.05$), porém para ascídias o padrão foi inverso, sendo a maior abundância nas placas sem predadores ($t=4.3$ g.l.=16; $p < 0.05$; Fig. 3C). Os poríferos também ocorreram frequentemente nas placas, sendo a abundância destes organismos maior nas placas com livre acesso aos predadores ($t=3.2$ g.l.=16; $p < 0.05$). Levando em consideração a soma da abundância de espécies introduzidas e nativas por placa observa-se uma maior abundância de espécies introduzidas nas placas não sujeitas à predação ($t=2.0$; g.l.=16; $p < 0.05$; Fig. 4E), enquanto a abundância de espécies nativas foi maior nas placas com acesso de predadores ($t=2.36$; g.l.=16;

$p < 0.05$; Fig.4F). Porém, a proporção de espécies introduzidas ($t=0.7$; g.l.=16; $p > 0.05$) não diferiu entre os tratamentos.

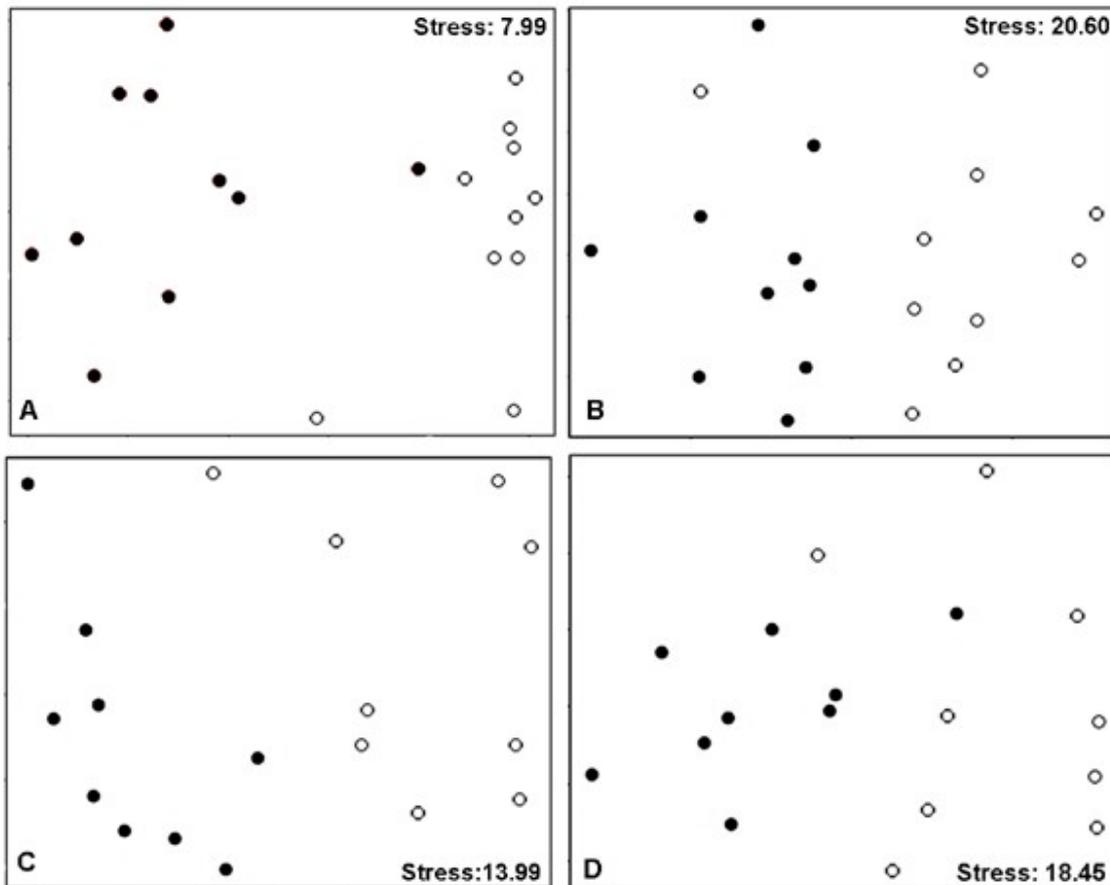


Fig. 2: Escalonamento multidimensional não métrico (2D) baseado na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis dos tratamentos em Santa Catarina (A), São Paulo (B), Bahia (C) e Ceará (D). Círculos preenchidos indicam as placas que não tiveram acesso a predadores, enquanto os vazados indicam as placas às quais os predadores tiveram acesso. $n=10$ em Santa Catarina e São Paulo e $n=9$ na Bahia e Ceará.

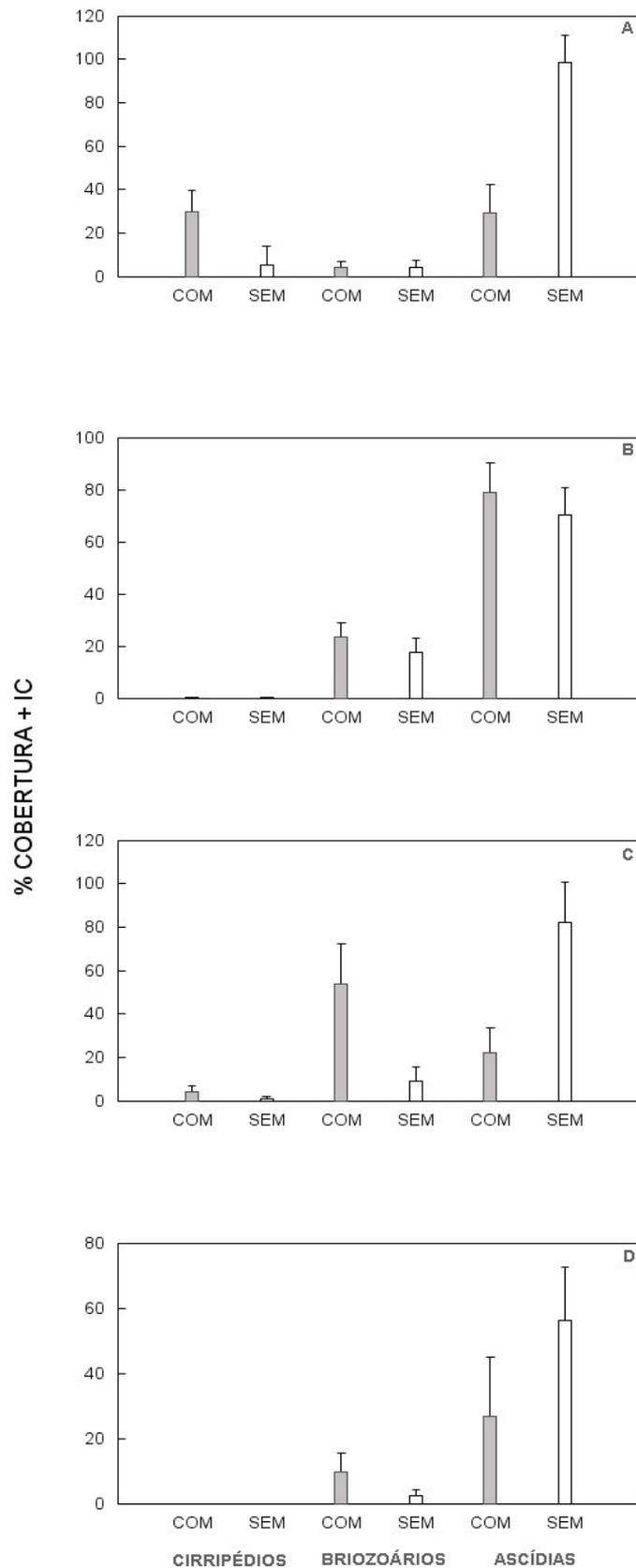


Fig. 3. Média da porcentagem de cobertura e intervalo de confiança 95% dos principais agrupamentos taxonômicos que colonizaram as placas em Santa Catarina (A), São Paulo (B), Bahia (C) e Ceará (D). “COM” indica as placas em que os predadores tiveram acesso e “SEM” indica as placas em que não houve predação.

No complexo portuário do Pecém, Ceará, também foi perdido um conjunto experimental e as análises foram realizadas com nove réplicas por tratamento. Trinta e quatro morfotipos colonizaram as unidades amostrais, dos quais 16 não puderam ser identificados em nível específico, nove são consideradas espécies criptogênicas, quatro introduzidas e cinco nativas (ANEXO I). A riqueza de espécies e a quantidade de espaços vazios não diferiram entre os tratamentos (Tabela 1). Apesar da riqueza não diferir entre os tratamentos, a composição da comunidade diferiu entre as placas predadas e não predadas (Fig. 2D, ANOSIM $R=0.58$, $p<0.05$). Não ocorreram cirripédios nas placas no Ceará e observou-se um padrão de abundância de briozoários e ascídias semelhante às outras localidades, ascídias em maior abundância nas placas sem predação ($t=2.9$; g.l.=16; $p<0.05$) e briozoários com maior abundância nas placas com predação ($t=2.7$; g.l.=16; $p<0.05$; Fig. 3D). Moluscos bivalves do gênero *Ostrea* também foram frequentes nas placas, porém não houve diferença na abundância entre os tratamentos ($t=0.96$; g.l.=16; $p>0.05$). Considerando a soma da abundância de espécies introduzidas e nativas por placa observa-se uma maior abundância de espécies introduzidas nas placas não sujeitas à predação ($t=5.15$; g.l.=16; $p<0.05$; Fig. 4G), enquanto a abundância de espécies nativas não diferiu entre os tratamentos nas placas com acesso de predadores ($t=0.99$; g.l.=16; $p>0.05$; Fig. 4H). A proporção de espécies introduzidas em relação à riqueza de cada placa ($t=0.7$; g.l.=16; $p>0.05$) não diferiu entre os tratamentos.

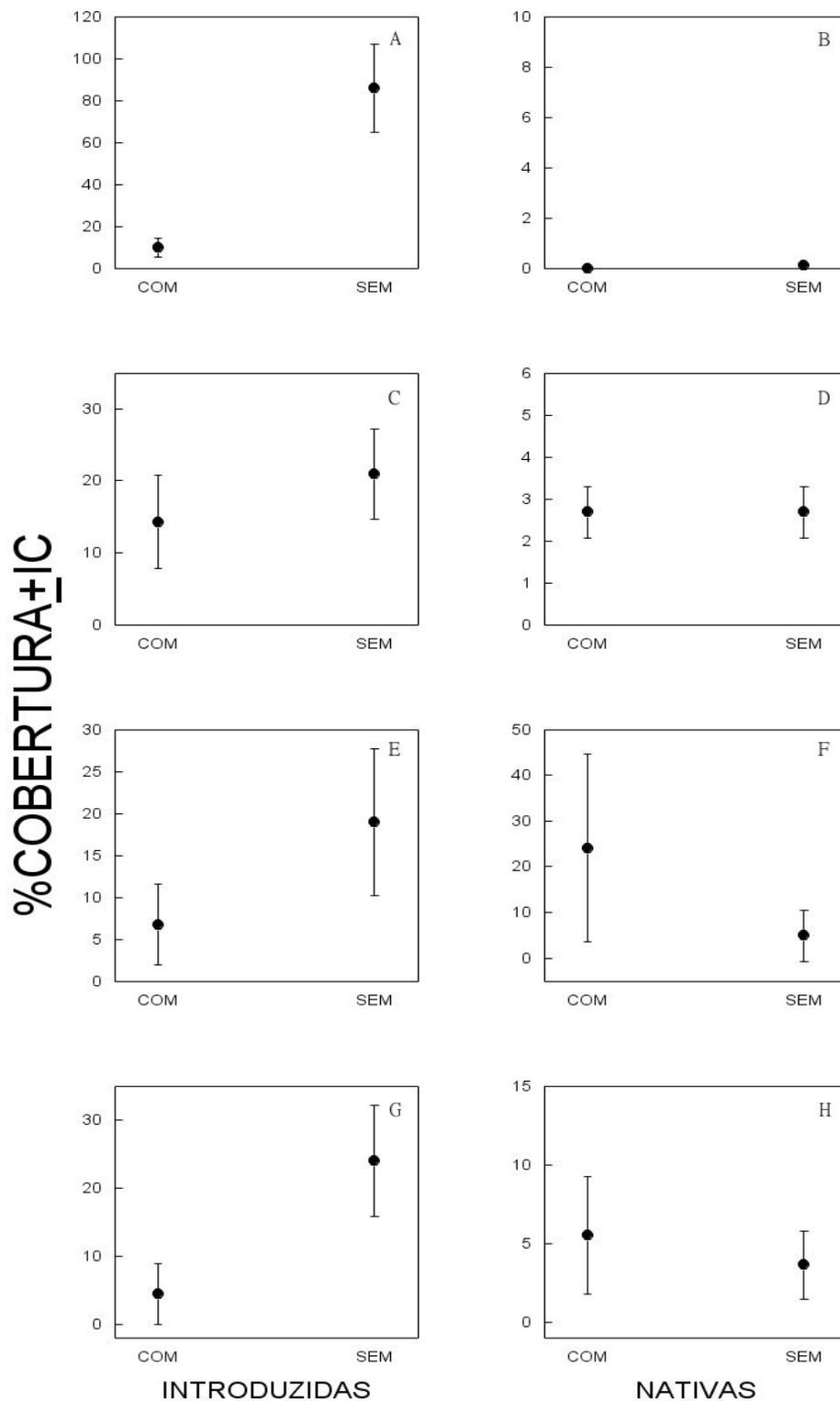


Fig.4: Abundância média (porcentagem de cobertura \pm IC 95%) de todas as espécies introduzidas e nativas em Santa Catarina (A, B), São Paulo (C, D), Bahia (E, F) e Ceará (G, H) por placa. “COM” indica o tratamento com acesso dos predadores e “SEM” indica o tratamento sem acesso de predadores. No eixo Y consta o valor original, porém, para a execução do teste t, se necessário, os valores foram transformados em arcoseno da raiz quadrada da proporção.

DISCUSSÃO

A predação é um fator ecológico determinante para a estruturação comunidades marinhas incrustantes. Apesar de não haver diferença na riqueza de espécies entre os tratamentos realizados nas diferentes localidades, a composição da comunidade foi diferente entre as unidades amostrais em que os predadores tiveram ou não acesso, o que foi evidenciado pelas análises multivariadas. As diferenças encontradas nas comunidades de diferentes localidades apresentam um mesmo padrão: uma menor abundância de espécies introduzidas nas placas sujeitas à predação.

O espaço vazio e o alimento são os principais fatores limitantes de comunidades incrustantes. Nas comunidades estudadas esperava-se que o alimento não fosse um fator limitante para as espécies, já que a maioria se situa em áreas com grande quantidade de nutrientes oriundos de atividades antropogênicas que podem ser utilizados por espécies filtradoras e suspensívoras. Em contraste, ressalta-se a ampla área vazia encontrada nas placas do Ceará: em média 20% das placas não foram colonizadas. Esta localidade apresenta características ambientais diferentes de todas as outras localidades estudadas já que se trata do único local off-shore e também mais distante de grandes centros urbanos, sendo que a maior disponibilidade de espaços abertos poderia ser resultante de uma menor pressão de colonização de propágulos do que em áreas de canais e baías (Byers e Pringle, 2006). Porém, nesta localidade, foram observados também organismos de menores tamanhos. Estas duas observações aliadas às características do local indicam que provavelmente, as amplas áreas vazias são decorrentes de uma menor taxa de matéria orgânica no local. Por outro lado, esperava-se que a quantidade de espaços vazios fosse maior nas placas predadas, já que a predação abriria espaço na comunidade, porém este padrão só foi observado para Ribeirão da Ilha e não é biologicamente relevante, já que em ambos os tratamentos os espaços livres foram mínimos (nas placas predadas a média foi inferior a 5% de cobertura). Esta baixa disponibilidade de espaços vazios demonstra que em todas as localidades estudadas, apesar de uma grande taxa de predação, houve uma rápida recolonização dos espaços abertos, indicando uma forte competição local por espaço.

Com relação à abundância de espécies introduzidas, todas as localidades testadas apresentaram maior abundância nas placas não submetidas à predação. Estes resultados corroboram a hipótese de que a predação age como fator de resistência biótica à colonização de espécies exóticas. A predação como fator limitador da abundância e distribuição de espécies exóticas é bem reportado na literatura para diversos grupos taxonômicos. Na costa canadense, De Rivera e colaboradores (2005) demonstraram que o crustáceo nativo *Callinectes sapidus* é capaz de afetar a abundância e distribuição geográfica do crustáceo exótico *Carcinus maenas*; espécies nativas de

predadores limitam a distribuição da ascídia exótica *Botrylloides violaceus* (Simkanin et al., 2013); predadores nativos foram capazes de diminuir populações da ostra exótica *Crassostrea gigas* (Ruesink, 2007); na costa chilena, invertebrados e peixes foram capazes de controlar a ascídia exótica *Ciona intestinalis* (Dumont et al., 2011). Apesar de ter sido observada maior abundância de espécies exóticas nas áreas não acessíveis a predadores, a proporção de espécies exóticas, calculada pela frequência de ocorrência de espécies exóticas/riqueza por placa, não diferiu entre tratamentos e também foi observado grande número e abundância de espécies exóticas nas placas predadas. Assim, apesar da predação controlar as populações e limitar sua expansão, não é capaz de impedir a colonização da espécie quando introduzida. Em uma revisão recente, Levine e colaboradores (2004) mostraram que, na maioria dos estudos realizados, a herbivoria não é capaz de excluir totalmente espécies exóticas de plantas. Mesmo para espécies bastante vulneráveis à predação, como a ascídia colonial *Botrylloides violaceus*, a predação não foi capaz de eliminar 100% dos indivíduos, apesar de regular a sua população (Simkanin et al., 2013). Desta forma, o presente estudo corrobora a hipótese de que a predação é um importante fator regulador das populações de espécies exóticas, porém não capaz de impedir a entrada ou extinguir suas populações.

Análises levando em consideração grupos taxonômicos distintos que colonizaram as placas demonstraram que a predação exerce maior controle sobre espécies exóticas de ascídias (Fig. 3). Um fato que chamou a atenção é que as placas do cultivo em Santa Catarina foram colonizadas principalmente por ascídias, entre as quais apenas uma espécie nativa, *Trididemnum orbiculatum*, que ocorreu apenas em duas placas com cobertura inferior a 1%. Isto ressalta a vulnerabilidade de áreas de maricultura à introdução de espécies e sua ameaça à colonização de espécies exóticas em ecossistemas naturais adjacentes (Rocha et al., 2009; Fitridge et al., 2012). Vários fatores podem explicar a diferença de intensidade de predação em organismos de diferentes táxons (Hunt e Scheibling, 1997) como por exemplo predação diferencial dependente do tamanho da presa, vulnerabilidade das presas nos estágios de desenvolvimento iniciais, características estruturais de defesa, entre outros. O padrão de substituição de comunidades dominadas por ascídias para uma comunidade dominada por indivíduos com estruturas de defesa mais desenvolvidas (exoesqueleto calcário), como por exemplo briozoários ou cirripédios, na presença de predação, já foi observado em outros estudos na costa brasileira (Vieira et al., 2012). As ascídias são frequentemente citadas como competidores dominantes na comunidade (Nandakumar et al., 1993; Valentine et al., 2007; Osman e Whitlatch, 2007; Dias et al., 2008) e, quando não controladas por predadores, são eficazes em recobrir e excluir outras espécies na comunidade por competição direta. Além disso, muitas espécies de ascídias apresentam características de espécies oportunistas, ocupando rapidamente o substrato aberto disponível (Berman et al., 1992; Nydam e Stachowicz, 2007) e as espécies

coloniais, normalmente não são reconhecidas como substrato para outras espécies (Osman e Whitlatch, 1995 a, b; Valentine et al., 2007). Desta forma, quando ascídias são controladas por predadores, há a dominância dos outros grupos que, apesar de serem menos eficientes competitivamente, apresentam maior proteção contra predadores. Esse padrão foi observado em relação aos cirripédios nas placas de Santa Catarina, mais ao sul, e com briozoários nas placas do Ceará e Bahia, mais ao norte. Cabe ressaltar que, após a análise das placas que não foram submetidas à predação, estas eram raspadas para limpeza e podiam ser observados diversos recrutas de cracas e briozoários que foram recobertos por ascídias coloniais e solitárias.

Assim, a diferença observada nas comunidades predadas e não predadas parece estar mais relacionada à vulnerabilidade diferencial dos táxons a predadores, e por isso a composição de espécies foi alterada e não a riqueza de espécies. A seletividade no controle por predadores também foi observada em outros trabalhos (Osman e Whitlatch, 2004; Freestone et al., 2011; Vieira et al., 2012) nos quais foi observada uma maior abundância de ascídias nos tratamentos em que os predadores não tiveram acesso. Mesmo dentro de um grupo taxonômico, como as ascídias, pode haver diferente vulnerabilidade contra predadores entre as espécies, por exemplo, a ascídia nativa *Pyura chilensis* é menos susceptível à predação do que *Ciona intestinalis*, provavelmente devido à túnica mais resistente da primeira (Dumont et al., 2011). No presente trabalho a espécie exótica *Styela plicata* também apresenta túnica mais resistente, de aspecto coriáceo, porém esta proteção não foi suficiente para que a espécie se mantivesse nas placas com predadores, em Santa Catarina.

Além de cirripédios e briozoários, na Bahia, os poríferos também tiveram maiores abundâncias nas placas predadas, indicando que suas estruturas de defesa química e física (Beccero et al., 2003; Burns e Ilan, 2003; Hill et al., 2005) são eficientes contra os predadores. No Ceará, a abundância de bivalves (*Ostrea* sp.) foi semelhante nos tratamentos estudados, ao contrário do esperado, já que estes organismos apresentam estruturas de proteção calcária. Além disso, vários indivíduos mortos (com as valvas abertas) foram encontrados nas placas e sua abundância também não variou entre os tratamentos ($t=3.3$; $g.l=17$; $p>0.05$). Este resultado sugere a predação destes organismos por micropredadores, capazes de entrar nas telas de proteção das lanternas. O papel de micropredadores no controle de espécies foi observado em algumas comunidades (Osman et al., 1992; Nydam e Stachowicz, 2007), porém mais estudos utilizando telas de proteção de menor tamanho são necessários para a compreensão do papel destes predadores na costa brasileira.

As comunidades de todas as localidades apresentaram padrões semelhantes quando submetidas aos tratamentos, exceto São Paulo. Nesta localidade a abundância de ascídias e briozoários foi independente do tratamento efetuado e a porcentagem de espaços vazios foi maior nas placas sem predadores, o que não era esperado. Isto pode ter sido consequência da grande

colonização do briozoário criptogênico *Zoobotryon verticillatum* que formou densas agregações no exterior das lanternas. Esta grande abundância pode ter impedido o fluxo de água e larvas no interior das lanternas e a entrada dos peixes nos espaços abertos na tela da lanterna para a entrada de predadores, tornando mais semelhantes as condições das placas de cada tratamento.

Considerando-se a classificação do status das espécies que colonizaram as placas fica evidente o papel dos ambientes artificiais na introdução de espécies exóticas. As placas foram colonizadas por um grande número e abundância de espécies exóticas, sempre bem maior do que de espécies nativas. Este resultado está de acordo com o observado em outros trabalhos, que indicam que espécies introduzidas são mais prevalentes em ambientes artificiais do que as espécies nativas (Tyrrell e Byers, 2007). Chama também atenção a grande frequência de espécies criptogênicas, ou seja, que não podem ser classificadas como nativas nem introduzidas pela falta de informações a respeito de sua área de distribuição original (Carlton, 2009). A ausência de registros históricos antigos impede que grande parte das espécies sejam reconhecidas como pertencentes à fauna original da costa brasileira ou determinar se as mesmas estabeleceram-se mais recentemente (Rocha et al., 2013). Comunidades biológicas de grande riqueza tornam a detecção de espécies exóticas ainda mais complexa, pela grande dificuldade em distinguir registros escassos de uma espécie recém-introduzida de espécies nativas raras. Destaca-se, então, a importância da realização de estudos taxonômicos e monitoramentos regulares nas áreas de risco, que permitam a rápida tomada de decisão quando uma espécie exótica é detectada. Esta rápida detecção e classificação é essencial para impedir o sucesso de estabelecimento de espécies exóticas.

Devido às características do experimento elaborado, que ficava suspenso entre as pilastras dos ambientes artificiais ou nas long-lines dos cultivos, dificultando o acesso de predadores invertebrados bentônicos, os principais predadores que atuaram na diferenciação das placas foram as comunidades de peixes locais. Sabe-se que comunidades de predadores são capazes de alterar a composição da fauna marinha bentônica (Sutherland, 1974; Osman e Whitlatch, 2004; Dumont et al., 2011) e, por outro lado, diferenças na composição da comunidade bentônica são capazes de alterar a composição da comunidade de predadores (Clynick et al., 2007; Rilov e Schiel, 2006), processo esse menos estudado. Cabe ressaltar que a comunidade estudada tratava-se de uma comunidade recém-colonizada, com três meses de desenvolvimento e a predação agiu desde o início da sucessão. Assim, questiona-se se a predação seria capaz de causar a mesma modificação em uma comunidade já desenvolvida, no seu estágio adulto, pois sabe-se que a predação dos recrutas é um eficiente modo de controle e diferenciação das comunidades e que quando adulta as comunidades são menos afetadas pelos predadores (Harding, 2003; Robles et al., 2002). Assim, novos experimentos são necessários para compreender como seria o controle se a comunidade estivesse no

seu estágio adulto e se a predação seria eficiente em diminuir a abundância de espécies exóticas em comunidades estabelecidas. Outro fato que chama a atenção é que a sucessão ecológica em comunidades incrustantes naturais é realizada em pequenos espaços, que são abertos por pequenas perturbações, ou seja, um mosaico de pequenas áreas que são abertas constantemente formando diversos estados estáveis alternativos de comunidade e que a predação de recrutas é capaz de diferenciar o desenvolvimento destas comunidades (Sutherland, 1974). Considerando que perturbações são frequentes no ambiente marinho, que a predação é mais eficaz nos estágios iniciais de desenvolvimento da comunidade e que ambientes artificiais atuam como fonte constante de propágulos capazes de colonizar ambientes naturais, para que a predação seja um fator de controle da colonização de espécies exóticas, grandes populações de predadores são necessárias. Quanto maior a população de predadores, maior a probabilidade de interação entre predadores e recrutas de espécies exóticas e, conseqüentemente, maiores são as chances de impedimento do estabelecimento de sucesso de suas populações nos ambientes naturais, enfatizando a importância de preservação e manutenção de grandes populações de predadores, tanto nos ambientes naturais quanto artificiais.

O presente estudo demonstrou que a predação por peixes é um fator ecológico determinante para comunidades marinhas incrustantes, diminuindo a abundância de espécies exóticas. Ainda, o efeito da predação é dependente das características de defesa das espécies introduzidas, selecionando aquelas que apresentam melhor estrutura de defesa. Para espécies vulneráveis à predação, como as ascídias, atua como importante regulador das suas populações, impedindo seu crescimento excessivo e dominação nas comunidades. Vários efeitos indiretos resultantes da exploração de recursos pesqueiros são apontados como ameaças aos ecossistemas marinhos, como por exemplo, a destruição de habitats pela passagem de redes de arrasto, a captura de fauna acompanhante, a modificação de habitats pela captura de espécies engenheiras, entre outros (Coleman e Williams, 2002; Worm et al., 2006). Apesar de mais silencioso é necessário atentar que o declínio de populações de predadores faz com que ambientes marinhos se tornem mais vulneráveis à introdução de espécies que, uma vez estabelecidas, têm a expansão de suas populações facilitada.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Lotufo TMC, Menegola C, Migotto AE, Silveira Jr N e suas equipes pelo apoio ao projeto e auxílio em campo. Aos taxonomistas Menegola C (Porifera); Altvater L, Cabral AC e Haddad MA (Cnidaria); Carrerette O. (Polychaeta); Vieira LM (Bryozoa) por gentilmente

identificarem as amostras. Moura MO, Padial AA, Pie MR pela revisão do artigo. Ao CNPq pela concessão de bolsa de doutorado para LPK e bolsa produtividade para RMR.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Becerro MA, Thacker RW, Turon X, Uriz MJ, Paul VJ. 2003. Biogeography of sponge chemical ecology: comparisons of tropical and temperate defenses. *Oecologia* **135**: 91–101
- Berman J, Harris L, Lambert W. 1992. Recent invasions of the Gulf of Maine: Three contrasting ecological histories. *Conservation Biology* **6** (3):435-441.
- Bruno JF, O'Connor MI. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology letters* **8**: 1048–1056.
- Bulleri F, Chapman MG. 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* **47**: 26–35
- Burns E, Ilan M. 2003. Comparison of anti-predatory defenses of Red Sea and Caribbean sponges. II. Physical defence. *Marine Ecology Progress Series* **252**: 115–123.
- Byers JE, Pringle JM. 2006. Going against the flow: retention, range limits and invasions in advective environments. *Marine Ecology Progress Series* **313**: 27–41.
- Carlsson NOL, Bustamante H, Strayer DL, Pace ML. 2011. Biotic resistance on the increase: native predators structure invasive zebra mussel populations. *Freshwater Biology* **56**: 1630–1637
- Carlsson NOL, Sarnelle O, Strayer DL. 2009. Native predators and exotic prey-an acquired taste? *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**: 525–53
- Carlton JT. 2009. Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time. In: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Rilov G, Crooks JA (eds) Springer: Berlin; 13–56.
- Cheng BS, Hovel KA. 2010. Biotic resistance to invasion along an estuarine gradient. *Oecologia* **164**: 1049–1059.
- Clynick BG, Chapman MG, Underwood AJ. 2007. Effects of epibiota on assemblages of fish associated with urban structures. *Marine Ecology Progress Series* **332**: 201–210.
- Coleman FC, Williams SL. 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 40–44.
- Connell SD. 2001. Predatory fish do not always affect the early development of epibiotic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **260**: 1–12
- Connell SD, Glasby TM. 1999. Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Marine Environmental Research* **47** (4): 373–387
- DeRivera CE, Ruiz GM, Hines AH, Jivoff P. 2005 Biotic resistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecology* **86**: 3364–3376.
- Dias GM, Delboni CGM, Duarte LFL. 2008. Effects of competition on sexual and clonal reproduction of a tunicate: the importance of the competitor identity. *Marine Ecology Progress Series* **362**: 149–156.
- Dumont CP, Gaymer CF, Thiel M. 2011. Predation contributes to invasion resistance of benthic

- communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biological Invasions* **13**: 2023–2034
- Dumont CP, Urriago JD, Abarca A, Gaymer CF, Thiel M. 2009. The native rock shrimp *Rhynchocinetes typus* as a biological control of fouling in suspended scallop cultures. *Aquaculture* **292**:74–79
- Fitridge I, Dempster T, Guenther J, de Nys R. 2012. The impact and control of biofouling in marine aquaculture: a review. *Biofouling* **28**: 649–669.
- Freestone AL, Osman RW, Ruiz GM, Torchin ME (2011) Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* **92**:983–93.
- Gadda TMC, Marcotullio PJ. 2012. Changes in Marine Seafood Consumption in Tokyo, Japan *Desenvolvimento e Meio Ambiente* **26**: 11–33.
- Glasby TM, Connell SD, Holloway MG, Hewitt CL. 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology* **151** : 887 – 895
- Harding JM. 2003. Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: possible natural controls for an invasive species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **297**: 161–177.
- Hill MS, Lopez NA, Young KA. 2005. Anti-predator defenses in western North Atlantic sponges with evidence of enhanced defense through interactions between spicules and chemicals. *Marine Ecology Progress Series* **291**: 93–102.
- Hunt HL, Scheibling RE. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* **155**: 269–301.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Cooke R, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolf iJM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**: 629–638.
- Kremer LP, Rocha RM, Roper JJ. 2010. An experimental test of the colonization ability in the potentially invasive *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea). *Biological Invasions* **12**: 1581–1590.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG. 2004. A metaanalysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **10**:975–989.
- Ling S, Johnsona C, Frusherb S, Ridgwayc K. 2009. Overfishing reduces resilience of kelp beds to climate-driven catastrophic phase shift. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 22341–22345.
- Madrigal J, Kelt DA, Meserve PL, Gutiérrez JR, Squeo FA. 2011. Bottom-up control of consumers leads to top-down indirect facilitation of invasive annual herbs in semiarid Chile. *Ecology* **92**: 282–288.
- Menge BA. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**: 257–289.
- Moreira TSG, Creed J. 2012. Invasive, non-indigenous corals in a tropical rocky shore environment: No evidence for generalist predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **438**: 7–13.
- Nydam MM, Stachowicz JJ. 2007. Predator effects on fouling community development. *Marine*

Ecology Progress Series **337**: 93–101.

- Nandakumar K, Tanaka M, Kikuchi T. 1993. Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **94**: 43-50.
- Osman RW, Whitlatch RB. 2007. Variation in the ability of *Didemnum* sp. to invade established communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342** (1): 40-53.
- Osman RW, Whitlatch RB. 2004. The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **311**: 117-145.
- Osman RW, Whitlatch RB. 1995a. The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **190**: 199-220.
- Osman RW, Whitlatch RB. 1995b. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **190**: 169-198.
- Osman RW, Whitlatch RB. 1998. Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes. *Hydrobiologia* **375-376**: 113-123.
- Osman RW, Whitlatch RB, Malatesta RJ. 1992. Potential role of micropredators in determining recruitment into a marine community. *Marine Ecology Progress Series* **83**: 35–43
- Paine RT. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* **49**: 667–85.
- Paine RT. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* **15**: 93–120.
- Pauly D, Palomares ML. 2005 Fishing down marine food web: it is far more pervasive than we thought. *Bulletin of Marine Science*, **76**(2): 197–211.
- Piola RF, Johnston, EL. 2008. Pollution reduces native diversity and increases invader dominance in marine hard-substrate communities. *Diversity and Distributions***14**: 329–342.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rilov G. 2009. Predator–prey interactions of marine invaders. In: *Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*, Rilov G, Crooks JA (Eds.). Springer-Verlag, Herdelberg; 261–285.
- Rilov G, Schiel DR. 2006. Community Regulation: The relative importance of recruitment and predation intensity of an intertidal community dominant in a seascape context. *PLoS ONE* **6**(8): e23958.
- Rilov G, Benayahu Y. 2000. Fish assemblage on natural versus vertical artificial reefs: the rehabilitation perspective. *Marine Biology* **136**: 931–942.
- Robles CD, Desharnais RA. 2002. History and Current Development of a Paradigm of Predation in Rocky Intertidal Communities. *Ecology* **83**:1521–1536.
- Rocha RM, Vieira LM, Migotto AE, Amaral AC, Ventura CR, Serejo CS, Pitombo FB, Santos KC, Simone LR, Tavares M, Lopes RM, Pinheiro U, Marques AC. 2013. The need of more rigorous assessments of marine species introductions: A counter example from the Brazilian coast. *Marine Pollution Bulletin* (in press)
- Rocha RM, Kremer LP, Baptista MS, Metri R. 2009. Bivalve cultures provide habitat for exotic tunicates in southern Brazil. *Aquatic Invasions* **4**(1):195–205

- Ruesink JL. 2007. Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **331**:1–9.
- Ruiz GM, Freestone AL, Fofonoff PW, Simkanin C. 2009. Habitat distribution and heterogeneity in marine invasion dynamics: the importance of hard substrate and artificial structure. In: *Marine Hard Bottom Communities: Patterns, Dynamics, Diversity, and Change*, Wahl M (ed). Springer-Verlag, Berlin; 321–332.
- Sara G, Lo Martire M, Buffa G, Mannino AM, Badalamenti F. 2007. The fouling community as an indicator of fish farming impact in Mediterranean. *Aquaculture Research* **38**: 66–75.
- Simkanin C, Dower JF, Filip N, Jamieson G, Therriault TW. 2013. Biotic resistance to the infiltration of natural benthic habitats: Examining the role of predation in the distribution of the invasive ascidian *Botrylloides violaceus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **439**: 76–83.
- Steneck RS, Vavrinec J, Leland AV. 2004. Accelerating trophic level dysfunction in kelp forest ecosystems of the western North Atlantic. *Ecosystems* **7**: 323–331.
- Sutherland JP. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* **108** (964): 859-873.
- Tyrrell MC, Byers JE. 2007. Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342**: 54–60.
- Valentine PC, Carman MR, Blackwood DS, Heffron EJ. 2007. Ecological observations on the colonial ascidian *Didemnum sp.* in a New England tide pool habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342**: 109–121.
- Vieira EA, Duarte LFL, Dias GM. 2012. How the timing of predation affects composition and diversity of species in a marine sessile community? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **412**: 126–133.
- Wen CKC, Pratchett MS, Shao KT, Kan KP, Chan BKK. 2010. Effects of habitat modification on coastal fish assemblages *Journal of Fish Biology* **77**: 1674–1687.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* **314**: 787–790.

A RESILIENCIA DE COMUNIDADES MARINHAS INCRUSTANTES SUBMETIDAS A DIFERENTES REGIMES DE PERTURBAÇÃO

(Artigo formatado para a revista Marine Ecology)

RESUMO

Ecossistemas com intensa influência antropogênica apresentam grande número de substratos artificiais consolidados. Estes substratos são colonizados por diversas espécies incrustantes, porém a estrutura da comunidade destes não é semelhante à de substratos naturais próximos. O objetivo do presente trabalho foi compreender como a perturbação não seletiva atua para a estruturação de comunidades marinhas incrustantes em áreas urbanizadas, com grande predominância de substratos artificiais. Especificamente, foi testada a resposta destas comunidades à liberação de espaço, um recurso limitante, decorrente da aplicação de diferentes intensidades de perturbação. Para isto, experimentos foram repetido em quatro pontos ao longo da costa brasileira, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27° S. Após três meses de desenvolvimento da comunidade, foi aplicado o tratamento que consistiu na remoção manual de 6%, 12%, 25% e 50% da comunidade de modo a abrir espaço para ocupação ou colonização. Não foram observadas diferenças na estruturação da comunidade, número de espécies, equitabilidade e na heterogeneidade (beta diversidade) da comunidade nas diferentes intensidades de perturbação. A perturbação também não influenciou a porcentagem de cobertura de espécies exóticas ou nativas. Em duas localidades estudadas observou-se um aumento da porcentagem de cobertura de espécies coloniais e diminuição de espécies solitárias com o aumento da intensidade de perturbação. Desta forma, o presente estudo demonstrou que as comunidades presentes em substratos artificiais em áreas urbanizadas ao longo da costa brasileira são resilientes à perturbação não seletiva de liberação de espaço, voltando rapidamente ao estágio inicial.

Palavras-chave: perturbação, bioinvasão, substrato artificial

INTRODUÇÃO

Devido ao crescente impacto antropogênico nos ecossistemas marinhos, grandes esforços têm sido destinados para compreender quais fatores determinam a estabilidade de comunidades submetidas à perturbação, ou seja, eventos de ruptura da estrutura de comunidades causadas por agentes naturais ou artificiais (Levin & Lubchenco 2008; Palumbi et al. 2008). Uma vez perturbada, uma comunidade pode resistir ao agente estressor, mantendo suas características (resistência); pode ser modificada após a perturbação e retornar às condições de equilíbrio anteriores ao evento de perturbação (resiliência) ou sofrer alterações profundas e modificar para um estado alternativo de comunidade. Algumas comunidades são menos resilientes a perturbações antropogênicas, por exemplo, comunidades de recifes de corais do Caribe sofreram alterações drásticas em sua estrutura, com modificação de dominância de espécies de corais para a dominância de macroalgas (Hughes et al. 2005). Por outro lado, algumas comunidades bentônicas são altamente resistentes e resilientes a alterações, persistindo por mais de 15 anos em estados estáveis (Osman et al. 2010).

Ecossistemas com intensa influência antropogênica possuem grande quantidade de substratos consolidados artificiais. Estes substratos são colonizados por diversas espécies incrustantes, porém a sua estrutura da comunidade não é semelhante à de substratos naturais próximos (Connell & Glasby, 2006), mesmo após grande período de desenvolvimento da comunidade (Carvalho et al., 2013). Além de não serem réplicas de ambientes naturais, substratos artificiais são fundamentais para o processo de invasão de comunidades. De modo geral estes ambientes apresentam maior quantidade de agentes estressores como perturbações físicas (Occhipinti-Ambrogi & Savini, 2003), que afetam as comunidades receptoras facilitando a introdução de espécies exóticas (Marins et al., 2010; Simkanin et al., 2012). Desta forma, ambientes marinhos urbanizados agem como brechas para a colonização de espécies exóticas e, posteriormente, como trampolins para a colonização de ambientes com maior resistência à colonização (Dumont et al., 2011), sendo de fundamental importância a compreensão das dinâmicas ecológicas nestes ambientes.

Um ponto essencial para a biologia da conservação é compreender o que torna uma comunidade mais resistente à colonização de espécies exóticas. O conhecimento de quais características ecológicas dos ecossistemas os tornam mais vulneráveis ao estabelecimento de propágulos exóticos, assim como, a determinação de quais fatores ecológicos da comunidade invadida atuam para impedir ou permitir a ampliação de distribuição destas espécies são imprescindíveis para o entendimento do processo de invasão e a elaboração de propostas preventivas e mitigatórias. No campo da invasão biológica, a perturbação é considerada um fator

ecológico que aumenta a vulnerabilidade dos ecossistemas aos impactos decorrentes da bioinvasão (Perrings et al., 2010). Ainda, é considerada um fator facilitador para a entrada de espécies exóticas, já que libera espaço para estas espécies e diminui a competição na comunidade, facilitando o processo de colonização (Clark & Johnston, 2009). Além disso, pode diminuir a performance competitiva de espécies nativas favorecendo espécies exóticas que sem eventos de perturbação seriam competitivamente inferiores (Bando, 2006). Estudos considerando a escala temporal na invasibilidade dos ambientes demonstram facilitação da colonização das espécies exóticas em áreas perturbadas. Por outro lado, estas espécies só seriam capazes de permanecer na comunidade em condições de baixa perturbação, ou seja, altos graus de perturbação diminuem a persistência de espécies exóticas nas comunidades invadidas (Clark & Johnston, 2011; Clark et al., 2013).

A resistência biótica é o termo utilizado para expressar a capacidade da comunidade nativa em impedir a colonização e estabelecimento de espécies exóticas, mantendo, desta forma, a estabilidade das comunidades. A presença de uma comunidade nativa diversa e bem estabelecida é citada como um importante fator de impedimento da invasão (Stachowicz et al., 1999; Kennedy et al., 2002). Dentre os fatores de resistência biótica, a competição com espécies nativas destaca-se como um importante fator (Levine et al., 2004). As espécies nativas podem competir com espécies exóticas de forma direta (competição por interferência) por meio de crescimento diferencial, produção de substâncias químicas (alelopatia) e o comportamento agressivo de defesa. A competição direta entre espécies nativas e exóticas é bem documentada na literatura (Rowles & O'Dowd, 2006; van Riel et al., 2007; Santos et al., 2013; Svensson et al., 2013). Além da competição direta, a comunidade nativa pode impedir a colonização de novas espécies pela competição por exploração dos recursos (Britton-Simmons, 2006). Neste caso, as espécies nativas diminuem os recursos a níveis mínimos ou os esgotam tornando-os indisponíveis para espécies exóticas, impedindo assim a sua colonização. Apesar de bem estudado (Connell, 1961; Dayton, 1971; Jackson & Buss, 1975; Jackson, 1977; Paine, 1984), o processo competitivo é complexo, dependendo das características dos competidores, da escala temporal e espacial e da interação com outros fatores como, por exemplo, a predação, perturbações ambientais e tolerância fisiológica das espécies envolvidas. Apesar de existir competição entre espécies nativas e exóticas, o registro na literatura da capacidade de uma comunidade em exercer resistência a ponto de impedir a entrada de espécies exóticas é pouco comum (Levine et al., 2004). E, mesmo que uma espécie exótica com grande capacidade competitiva consiga se estabelecer e excluir localmente espécies nativas, o registro de extinção de espécies nativas em larga escala decorrente da competição com espécies exóticas é raro (Sax et al., 2007).

Estudos têm demonstrado que a diversidade atua de forma indireta na resistência à invasão,

sendo a utilização integral de recursos um fator mais determinante para a resistência de uma comunidade do que número de espécies em si. Logo, comunidades diversas que não utilizam seus recursos de forma integral podem ser menos resistentes à invasão do que comunidades com baixa riqueza de espécies em que há o esgotamento de recursos (Stachowicz et al., 1999; Stachowicz & Byrnes, 2006; Goldstein & Suding, 2013). Porém, uma grande diversidade de espécies nativas gera uma maior diversidade de grupos funcionais e, de modo geral, aumenta a probabilidade de que os grupos funcionais possam utilizar de forma integral os recursos, impedindo a colonização de espécies exóticas (Kimbrow et al., 2013). Assim, a resistência à invasão é um processo complexo e dependente tanto da comunidade estudada como também da escala temporal e espacial em que a invasão ocorre (Fridley et al., 2007; Clark et al., 2013) e um grande esforço vêm sendo feito para compreender quais fatores alteram a invasibilidade dos ecossistemas. Para espécies marinhas incrustantes, modelo do presente estudo, o espaço livre disponível é considerado o principal recurso limitante (Dayton, 1971; Osman & Whitlatch, 1995) e a capacidade de estabelecimento de espécies exóticas está relacionada com a disponibilidade deste recurso (Dunstan & Johnson, 2004; Stachowicz & Byrnes, 2006; Janiak et al., 2013).

Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi compreender como a perturbação em comunidades marinhas incrustantes atua para a estruturação da comunidade em áreas urbanizadas, com grande predominância de substratos artificiais. Especificamente, foi testada a resposta destas comunidades à liberação do recurso limitante espaço, gerado pela aplicação de diferentes intensidades de perturbação não seletiva. Como se trata de um recurso limitante, a principal hipótese testada no trabalho é que haja uma menor resistência e resiliência da comunidade com o aumento da intensidade de perturbação, ou seja, a maior liberação de espaço. Espera-se também que comunidades submetidas a maiores intensidades de perturbação sejam mais susceptíveis a colonização de espécies exóticas.

METODOLOGIA

Áreas de estudo

Experimentos foram repetidos em quatro pontos ao longo da costa brasileira, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27° S (Fig. 1, Capítulo 1). Os pontos amostrados foram escolhidos por serem considerados áreas de risco, pois apresentavam grande fluxo de embarcação de pequeno ou grande porte e amplas áreas de substrato artificial para a colonização da fauna marinha incrustante. Em Santa Catarina, a área escolhida foi Ribeirão da Ilha (27°44'35"S; 48°33'31"W), região de cultivo de ostras localizada ao sul da Ilha de Florianópolis. Em São Paulo, o experimento foi montado no Iate Clube Ilha Bela, Ilha Bela (23°46'27"S; 45°21'20"W), localizado no litoral norte do estado de São Paulo, no canal de São Sebastião que separa a ilha de São Sebastião da costa. Na Bahia, o experimento foi executado na Marina de Itaparica, Itaparica (12°53'21"S; 38°41'03"W) que se localiza dentro da Baía de Todos os Santos, região de características marinhas, mas com menor hidrodinamismo do que o mar aberto. No Ceará o experimento foi executado no Terminal Portuário do Pecém, São Gonçalo de Amarante (03°32'54"S; 38°48'44"W), localizado a cerca de 60 km distante da capital do estado, Fortaleza.

Delineamento experimental

O efeito da liberação de espaço no desenvolvimento da comunidade foi avaliado utilizando-se placas de polietileno de alta densidade de coloração negra com área de 400 cm² como unidades amostrais. As placas foram colocadas no interior de estruturas utilizadas para o cultivo de ostras (lanternas), que possuem cinco andares com bandejas (pisos) confeccionadas com pratos plásticos de 40 cm de diâmetro, vazados para permitir o fluxo de água no interior das estruturas. Apresentam tamanho de malha de 5 mm e comprimento total de 1 m. As placas foram fixadas por abraçadeiras à superfície inferior das bandejas, voltadas ao fundo. A colocação das placas no interior das lanternas visou a anulação da pressão de predação nas placas analisadas, permitindo evidenciar o efeito do tratamento. Todos os experimentos foram executados no período de verão, que, de modo geral, apresenta maior recrutamento de espécies. As lanternas foram amarradas a cordas principais de cultivos ou entre pilastras de marinas em cada uma das localidades de estudo. No Ceará e na Bahia as placas foram colocadas em outubro de 2010, em São Paulo e Santa Catarina, em outubro de 2011. Em janeiro do ano seguinte (três meses de imersão), as placas foram retiradas das lanternas, fotografadas e foi realizado o tratamento que consistia na manipulação de espaço livre disponível.

Para isto foram raspadas áreas de 6,25 cm², determinados aleatoriamente na placa, de modo a liberar diferentes quantidades de espaço 25 cm² (6% da área da placa), 45 cm² (12% da área da placa), 100 cm² (25% da área da placa) e 200 cm² (50% da área da placa). Outro conjunto de placas, foi fotografado, mas nenhum procedimento foi realizado e serviu como controle. Cada um dos tratamentos teve cinco replicações. Depois de aplicado o tratamento, as placas foram recolocadas no interior das lanternas e submersas por mais um mês. Ressalta-se que a liberação do espaço foi gerada por meio de uma perturbação não seletiva, ou seja, independente da espécie atuante, das suas características biológicas e status de classificação (nativa, introduzida ou criptogênica). Após este período de um mês, as placas foram coletadas, fotografadas, colocadas em solução de óleo de menta em água do mar (para relaxamento dos indivíduos) e fixadas em formalina 4%.

Foram avaliadas a riqueza e a abundância das espécies nas placas antes da aplicação do tratamento e após o tratamento. A estimativa da porcentagem de cobertura foi realizada pelo método de pontos. Utilizando-se o programa GNU Image Manipulation Program 2.8, foi gerada uma grade com 50 pontos uniformemente dispostos que foi sobreposta à imagem de cada uma das placas e foram registradas as espécies sob cada um dos pontos. Para a identificação acurada das espécies, quando não era possível a identificação por meio de fotos, os organismos foram retirados das placas e identificados sob lupa. Cada um dos organismos presentes foi identificado e classificado como nativo, introduzido ou criptogênico baseado em bibliografias (ANEXO I). Unidades amostrais (placas) que apresentaram porcentagem de cobertura de espaços vazios superior ao tratamento designado foram excluídas das análises.

A comparação da porcentagem de espaços vazios, riqueza, porcentagem de cobertura dos organismos nas placas e equitatividade entre os diferentes tratamentos foi realizada por regressão univariada, sendo a variável independente a porcentagem de cobertura retirada nos diferentes tratamentos. Para avaliação da resposta das características biológicas das espécies submetidas a diferentes intensidades de perturbação, a porcentagem de cobertura de espécies foi somada de acordo com os grupos funcionais (colonial x solitária) para cada uma das unidades amostrais. O mesmo procedimento foi realizado para espécies introduzidas e nativas para avaliação do efeito da intensidade de perturbação na resistência da comunidade à invasão.

A heterogeneidade entre unidades amostrais foi avaliada pela diversidade beta, calculada pela distância média das unidades amostrais ao centroide de cada um dos tratamentos em um espaço multivariado, utilizando-se medidas multivariadas de dispersão (Anderson et al., 2011). A avaliação da diferença da diversidade beta entre os tratamentos foi realizada por teste de permutação utilizando-se 999 permutações (PERMUTEST/VEGAN; Oksanen et al. 2008). A avaliação do efeito da intensidade de perturbação na estrutura da comunidade, foi realizada por meio de análises

multivariadas de ordenação (nMDS) e inferência (ANOSIM) utilizando-se o pacote R 2.15.1 (R Core Team, 2012), considerando-se a abundância das espécies em cada placa. Foi também avaliado o efeito da perturbação na similaridade das comunidades em cada placa antes e após o tratamento, utilizando-se a dissimilaridade de Bray-Curtis. Quando necessário, para cumprimento das premissas dos testes, os dados de porcentagem de cobertura foram transformados em arcoseno da raiz quadrada da proporção.

RESULTADOS

As placas foram colonizadas por 20 morfotipos em Santa Catarina, 30 em São Paulo, 40 na Bahia e 32 no Ceará. Em Santa Catarina as placas foram dominadas por ascídias, com uma cobertura média de $88.7\% \pm 6.3$. Três espécies de ascídias exóticas foram predominantes nas placas, *Clavelina oblonga* (Herdman, 1880), com cobertura média de $33.4\% \pm 8.1$, *Ascidia sydneiensis* (Stimpson, 1855) com cobertura de $26\% \pm 7.9$ e *Styela plicata* (Lesueur, 1823) com $16.7\% \pm 5.4$. Em São Paulo as placas foram dominadas por briozoários arborescentes com cobertura média de $27.8\% \pm 3.8$, pela ascídia colonial criptogênica *Didemnum perlucidum* Monniot, 1983 (16.2 ± 4.4) e pela ascídia solitária criptogênica *Herdmania pallida* (Heller, 1878) 10.4 ± 3.42 . Na Bahia houve a dominância de *Didemnum perlucidum* (28.3 ± 9.23), *Herdmania pallida* (20.9 ± 6.1) e do briozoário arborescente exótico *Licornia jolloisi* (Audouin, 1826) 9.9 ± 3.8 . No Ceará, a ascídia introduzida *Ascidia sydneiensis* foi dominante (17.7 ± 4.7), seguida do bivalve *Ostrea sp.* (16.1 ± 3.8) e da ascídia colonial criptogênica *Didemnum psammatoedes* (Sluiter, 1895) (15.8 ± 3.8).

A porcentagem média de espaços vazios anteriormente à aplicação do tratamento foi baixa para todas as localidades. Em Santa Catarina foi de $3.8\% \pm 1.94$; $2.5\% \pm 1.25$ em São Paulo; $7.8\% \pm 5.89$ para a Bahia e $9.5\% \pm 2.6$ para o Ceará (média da porcentagem de cobertura de espaços vazios \pm IC 95%). A riqueza média de espécies nas unidades amostrais no período anterior ao tratamento foi de 6.25 ± 0.5 em Santa Catarina; 10.1 ± 0.77 em São Paulo; 9.5 ± 1.08 na Bahia e 9.56 ± 0.82 no Ceará (média do número de espécies \pm IC 95%). Não foi observada diferença da riqueza de espécies nas diferentes intensidades de perturbação (Fig. 1; Tabela 1) em nenhuma das localidades estudadas, bem como da equitabilidade das unidades amostrais submetidas a diferentes tratamentos (Tabela 1). Grupos funcionais foram diferentemente afetados apenas em Santa Catarina e Ceará, onde observou-se um aumento da porcentagem de cobertura de espécies coloniais e diminuição de espécies solitárias com o aumento da intensidade de perturbação (Fig. 1; Tabela 1). Em São Paulo e Bahia a porcentagem de cobertura de espécies coloniais e solitárias foi similar entre os tratamentos (Fig. 1; Tabela 1).

Quando considerado o status de classificação das espécies, observou-se que a porcentagem de cobertura de espécies introduzidas não foi diferente (Fig. 2) entre os tratamentos em nenhuma das localidades estudadas (Santa Catarina: $R^2 = 0.02$, $F_{(1,21)} = 0.46$, $P > 0.05$; São Paulo: $R^2 = 0.00$, $F_{(1,22)} = 0.00$, $P > 0.05$; Bahia: $R^2 = 0.01$, $F_{(1,16)} = 0.1$, $P > 0.05$; Ceará: $R^2 = 0.11$, $F_{(1,15)} = 1.8$, $P > 0.05$), bem como a porcentagem de cobertura de nativas nas regiões (Santa Catarina: $R^2 = 0.01$, $F_{(1,21)} = 0.21$, $P > 0.05$; São Paulo: $R^2 = 0.11$, $F_{(1,22)} = 2.75$, $P > 0.05$; Bahia: $R^2 = 0.04$, $F_{(1,16)} = 0.68$, $P > 0.05$; Ceará: $R^2 = 0.1$, $F_{(1,15)} = 1.65$, $P > 0.05$).

Tabela 1: Resultados das análises de regressão univariada considerando a riqueza de espécies, equitatividade, porcentagem de cobertura de espécies coloniais e porcentagem de cobertura de espécies solitárias como variáveis dependentes e a intensidade de perturbação como variável independente.

Localidade	Riqueza	Equitatividade	Porcentagem coloniais	Porcentagem solitárias
Santa Catarina	$R^2 = 0.12,$	$R^2 = 0.03,$	$R^2 = 0.39,$	$R^2 = 0.42,$
	$F_{(1,21)} = 2.96,$	$F_{(1,21)} = 0.56,$	$F_{(1,21)} = 13.44,$	$F_{(1,21)} = 15.07,$
	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$
São Paulo	$R^2 = 0.03,$	$R^2 = 0.13,$	$R^2 = 0.08,$	$R^2 = 0.12,$
	$F_{(1,22)} = 0.72,$	$F_{(1,20)} = 3.0725,$	$F_{(1,22)} = 2.00,$	$F_{(1,22)} = 2.96,$
	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$
Bahia	$R^2 = 0.21,$	$R^2 = 0.09,$	$R^2 = 0.02,$	$R^2 = 0.00,$
	$F_{(1,16)} = 4.30,$	$F_{(1,15)} = 1.5541$	$F_{(1,16)} = 0.38,$	$F_{(1,16)} = 0.05,$
	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P > 0.05$
Ceará	$R^2 = 0.17,$	$R^2 = 0.2,$	$R^2 = 0.46,$	$R^2 = 0.66,$
	$F_{(1,15)} = 3.10,$	$F_{(1,15)} = 3.76;$	$F_{(1,15)} = 12.8,$	$F_{(1,15)} = 29.38,$
	$P > 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.05$	$P < 0.05$

Ainda, a heterogeneidade entre as unidades amostrais (β diversidade) ao fim do experimento foi similar entre os tratamentos em Santa Catarina (PERMUTEST; $F_{(4,18)} = 0.48$; $P > 0.05$, São Paulo (PERMUTEST; $F_{(4,19)} = 0.83$; $P > 0.05$), Bahia (PERMUTEST; $F_{(4,13)} = 0.77$; $P > 0.05$) e Ceará (PERMUTEST; $F_{(3,13)} = 0.53$; $P > 0.05$). A aplicação de diferentes intensidades de perturbação não influenciou a composição da comunidade após o tratamento em nenhuma das localidades estudadas (Tabela 2). Considerando-se o efeito do tratamento na diferenciação da comunidade, seria esperado que quanto maior a retirada da cobertura, maior seria a dissimilaridade da comunidade após o tratamento quando comparada com a comunidade presente antes da aplicação do tratamento. Desta forma, haveria um padrão positivo de dissimilaridade entre as placas (antes e depois) com o aumento da intensidade de perturbação aplicada. Porém, para nenhuma das localidades este padrão foi observado (Fig. 3).

Tabela 2: Valores das análises multivariadas de ordenação e inferência dos dados de abundância das espécies após a aplicação do tratamento nas diferentes localidades estudadas.

Localidade	Stress	ANOSIM
Santa Catarina	12.03	R=0.13; P > 0.05
São Paulo	13.69	R=-0.03; P > 0.05
Bahia	13.40	R=-0.06; P > 0.05
Ceará	18.25	R=0.13; P > 0.05

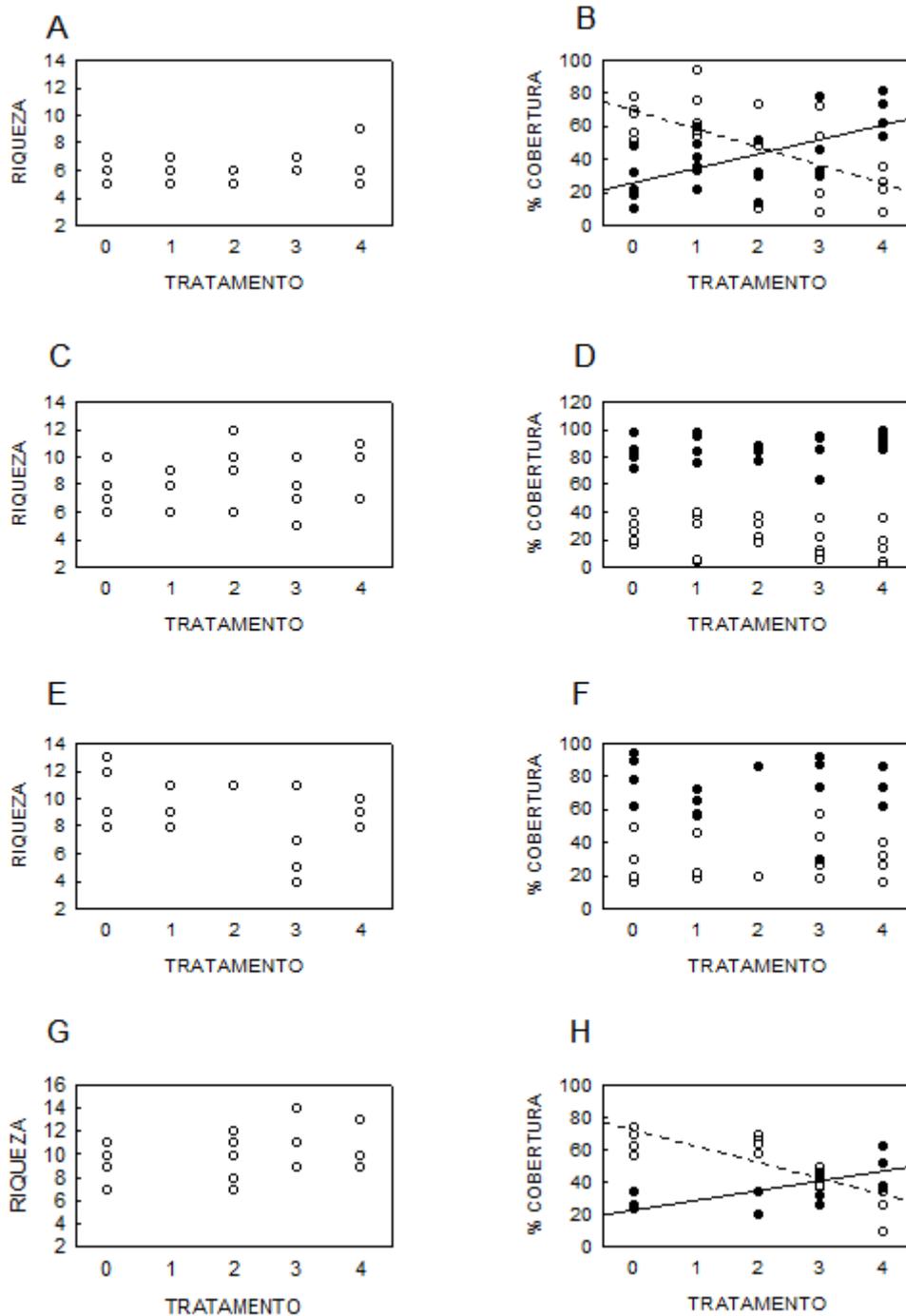


Figura 1: Riqueza de espécies (A, C, E, G) passado um mês de recolonização após a perturbação e porcentagem de cobertura considerando as características biológicas das espécies presentes nas comunidades (B, D, F, H; círculos vazios e linha tracejada indicam espécies solitárias; círculos cheios e linhas contínuas indicam espécies coloniais) nos diferentes tratamentos aplicados (0=controle; 1=6%; 2=12%; 3=25% e 4=50% da comunidade removida). (A, B) Santa Catarina; (B, C) São Paulo; (E, F) Bahia; (G, H) Ceará.

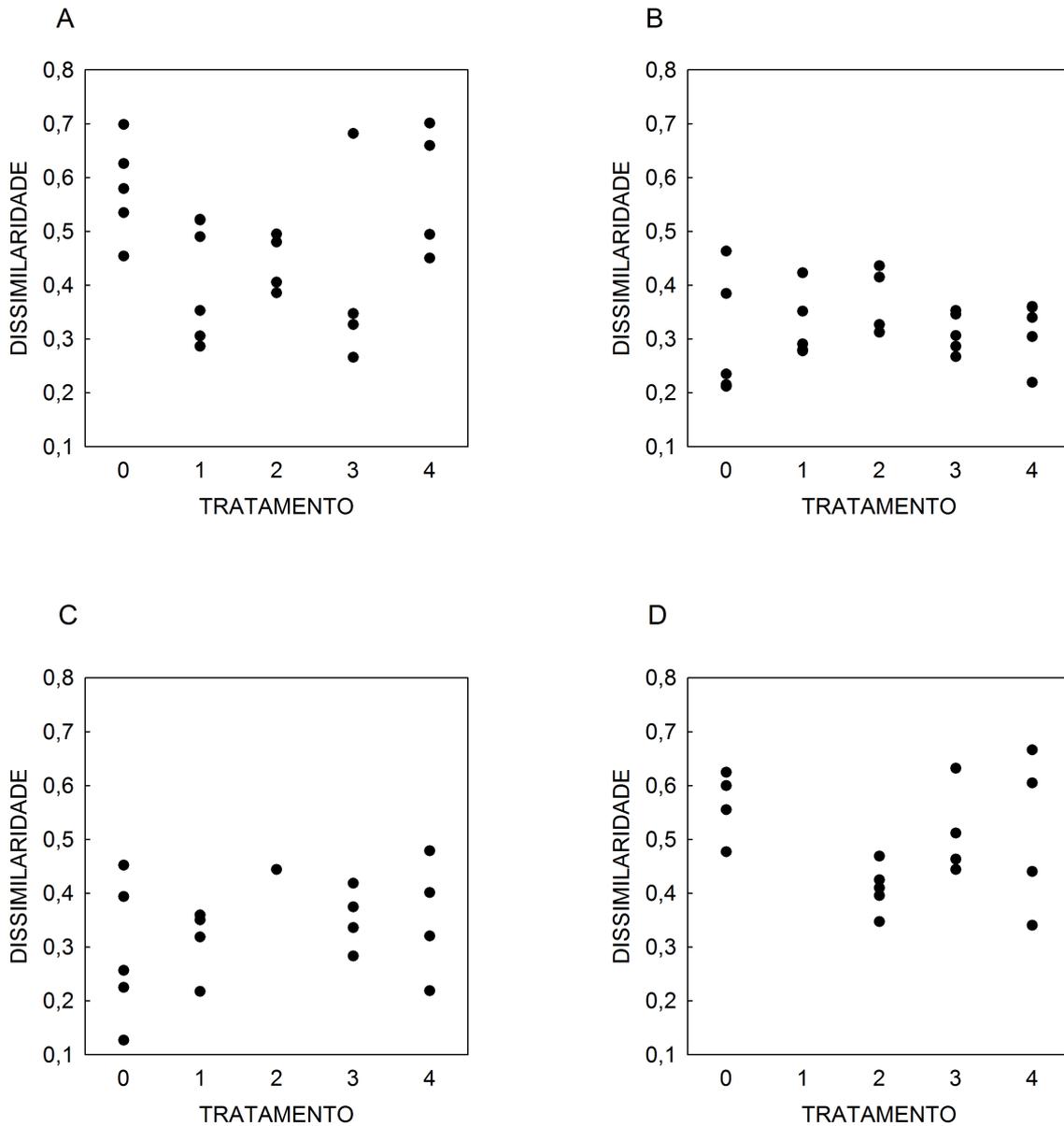


Figura 3: Dissimilaridade de Bray-Curtis nas diferentes localidades entre as comunidades em cada placa antes e após a aplicação dos tratamentos de perturbação. (A) Santa Catarina ($R^2=0.00$; $F(1,21)=0.01$; $P > 0.05$); (B) São Paulo ($R^2=0.00$; $F(1,22)=0.03$; $P > 0.05$); (C) Bahia ($R^2=0.08$; $F(1,16)=1.48$; $P > 0.05$); (D) Ceará ($R^2=0.01$; $F(1,15)=0.3$; $P > 0.05$). A dissimilaridade foi considerada como a diferença entre as placas antes e após a aplicação dos tratamentos (0=controle; 1=6%; 2=12%; 3=25% e 4=50% da cobertura removida).

DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo demonstraram que as comunidades incrustantes presentes em substratos artificiais em áreas urbanizadas ao longo da costa brasileira são resilientes à perturbação não seletiva. A resiliência das comunidades estudadas é evidenciada pela baixa diferenciação das comunidades um mês após a submissão a diferentes intensidades de perturbação, já que não foram observadas diferenças na estruturação da comunidade, número de espécies, equitabilidade e na heterogeneidade da comunidade após o tratamento aplicado.

Para comunidades incrustantes o espaço livre é considerado o principal recurso limitante (Dayton 1971; Osman and Whitlatch 1995). Apesar de outros fatores também influenciarem diretamente as relações competitivas nestas comunidades (Ferguson et al. 2013), nos experimentos desenvolvidos, a porcentagem de espaços livres antes da aplicação do tratamento foi baixa, nunca ultrapassando a média de 10% das placas. Além disso, as unidades amostrais submetidas aos tratamentos de maior intensidade de perturbação (50% da comunidade retirada) foram praticamente recobertas após um mês, reforçando o espaço como um importante recurso limitante para o desenvolvimento da comunidade. Desta forma, a abertura de espaços livres causada pela perturbação aumentou a disponibilidade de um recurso limitante para as espécies, sendo esperada uma modificação da comunidade nos diferentes tratamentos. Esta diferenciação seria causada por dois mecanismos principais (i) liberação da competição por pré ocupação (ii) liberação da competição por interferência. No primeiro caso haveria influência da escala temporal de desenvolvimento do experimento (Nandakumar 1996). Assim, espécies que no momento de submersão das placas não estavam com propágulos viáveis na água e que já não conseguiam colonizar após os três meses de submersão, devido à ausência de espaço, poderiam colonizar as placas. No segundo mecanismo esperava-se o aumento da colonização e/ou aumento da porcentagem de cobertura das espécies sob competição direta com espécies com maior capacidade competitiva. Porém, não foi observada mudança no padrão da comunidade em nenhuma das localidades estudadas.

O número de espécies presentes em uma comunidade depende da intensidade de perturbação e das características funcionais das espécies, bem como de características do ambiente (Haddad et al. 2008; Mouillot et al. 2013). De modo geral, a riqueza de espécies dependerá da relação entre a capacidade competitiva das espécies presentes na comunidade e da habilidade destas na colonização ou reocupação dos espaços perturbados. A relação entre os eventos de perturbação e o número de espécies na comunidade é bastante discutida, porém esta relação é complexa, dependente de inúmeros fatores (Mouillot et al. 2013) e muitas vezes apresentam resultados controversos na

literatura (Fox 2013; Sheil and Burslem 2013). Com base na comunidade estudada, dois padrões seriam esperados para a riqueza de espécies nos experimentos desenvolvidos: (i) uma maior riqueza nas maiores intensidades de perturbação, já que a abertura de espaços livres facilitaria a coexistência entre as espécies, permitindo a colonização e ocupação dos espaços abertos por espécies competitivamente inferiores; (ii) um decréscimo no número de espécies nas maiores intensidades de perturbação devido à incapacidade de recolonização, em apenas um mês, após a retirada de 50% da comunidade. Porém, assim como observado em outros estudos de perturbação em comunidades marinhas incrustantes (Cifuentes et al. 2007; Altman and Whitlatch 2007), nenhum dos padrões foi observado, sendo o número de espécies mantido nos diferentes tratamentos.

As medidas de equitabilidade entre as espécies podem detectar mudanças na comunidade mesmo quando não são observadas mudanças no número de espécies (Johnston and Roberts 2009). Em comunidades com espécies de grande capacidade competitiva, quando não submetidas à perturbação, haveria a tendência de diminuição da equitabilidade entre as espécies devido à dominação de espécies com maior capacidade competitiva. Em um estudo realizado em comunidades incrustantes no Chile, observou-se declínio da equitabilidade nas placas não perturbadas (Valdivia et al. 2005). Por outro lado, em um estudo realizado com protozoários ciliados, houve diminuição na equitabilidade apenas nas maiores perturbações, padrão gerado pelo crescimento diferencial e dominação de algumas espécies (Limberger and Wickham 2012).

Apesar da ausência de mudança nos parâmetros acima descritos, as características funcionais das espécies foram influenciadas pela perturbação. Em Santa Catarina e no Ceará, espécies coloniais tiveram suas abundâncias aumentadas e espécies solitárias apresentaram uma diminuição da porcentagem de cobertura com o aumento da intensidade de perturbação. Este padrão é bem reportado na literatura (Valdivia et al. 2005; Cifuentes et al. 2007; Altman and Whitlatch 2007). De modo geral, espécies coloniais apresentam um maior potencial competitivo do que espécies solitárias (Jackson 1977), podem recobrir espécies solitárias ou coloniais com baixo poder competitivo (Valentine et al. 2007) e se recuperam com facilidade a partir de fragmentos (Paetzold e Davidson 2010). Além disso, a reocupação das áreas abertas pelo tratamento pode se dar por crescimento lateral, enquanto para espécies solitárias deve haver um novo recrutamento. Desta forma, para espécies solitárias existe a dependência da ligação temporal da perturbação e com o período de recrutamento das espécies, o que dificulta a reocupação da placa em um curto período de tempo, como no presente estudo (apenas 1 mês). Ressalta-se que apenas nas localidades em que houve baixa porcentagem de cobertura de espécies coloniais nas placas controle (Santa Catarina e Ceará) foi observado efeito do tratamento sobre as características biológicas.

É importante notar que as comunidades estudadas eram de áreas consideradas áreas de risco,

que apresentam perturbações antropogênicas diversas e frequentes, diferentemente das perturbações naturais. Estas perturbações geram uma modificação do regime de seleção de espécies quando comparado a ambientes naturais (Byers 2002), favorecendo a colonização e estabelecimento de espécies exóticas (Tyrrell e Byers 2007). Este favorecimento é gerado pelas características biológicas das espécies introduzidas, que, de modo geral, permitem a colonização e ampliação de distribuição em ambientes perturbados, como por exemplo, grande capacidade competitiva, alta taxa de crescimento, múltiplas estratégias reprodutivas, entre outras (para revisão ver Reinhardt e Hudson, 2012). Desta forma, esperava-se que o aumento de disponibilidade de espaços livres causados pela perturbação aumentasse a porcentagem de cobertura de espécies exóticas. Porém em nenhuma das localidades estudadas houve o aumento na porcentagem de cobertura de espécies introduzidas com o aumento da intensidade de perturbação, apesar deste padrão ser frequentemente encontrado em comunidades incrustantes (Altman e Whitlatch 2007; Clark e Johnston 2009; Janiak et al. 2013). A falta de padrão encontrado demonstra que a perturbação aplicada não afetou a resistência biótica das comunidades estudadas. Porém, em algumas localidades, como Santa Catarina, observa-se uma grande abundância de espécies introduzidas, indicando que as placas podem estar saturadas de espécies introduzidas, e independentemente do espaço disponibilizado, não há aumento da porcentagem de cobertura de espécies exóticas. Por outro lado, cabe ressaltar que na comunidade estudada muitas espécies foram classificadas como criptogênicas, ou seja, sem status de introdução definido. O grande número de espécies criptogênicas decorre da falta de registros históricos na costa brasileira, o que dificulta a classificação correta das espécies. Este fato pode não ter revelado padrões possíveis com relação ao tratamento realizado.

Não foram observadas diferenças na diversidade beta ao longo do gradiente de perturbação em nenhuma das localidades estudadas. Em uma revisão recente Anderson e colaboradores (2011) classificaram as medidas de diversidade beta em duas classes. A primeira avalia a substituição de espécies (turnover) em um gradiente específico. A segunda consiste em medidas de heterogeneidade não-direcionais, ou seja, variações na estrutura da comunidade em um conjunto de unidades amostrais de uma comunidade. Neste último contexto, as variações da diversidade beta não têm qualquer sentido, e a medida de variação (calculada como a dispersão de unidades amostrais em um espaço multivariado) representa a heterogeneidade na estrutura da comunidade. No presente estudo foi utilizada a segunda forma de variação como uma análise complementar às medidas univariadas, já que esta pode constituir uma importante ferramenta para a detecção de mudanças mais sutis na comunidade (Bevilacqua et al. 2012). Esperava-se que quanto maior o grau de perturbação na comunidade maior seria a heterogeneidade entre as unidades amostrais, ou seja, maior a diversidade beta, já que a perturbação permitiria a formação de novos arranjos de espécies entre diferentes

unidades amostrais (múltiplos estados estáveis de comunidade). A ausência de variação nas comunidades submetidas a diferentes tratamentos demonstra a ausência de variabilidade nas comunidades amostradas corroborando recentes estudos que indicam uma maior homogeneidade das comunidades de substratos artificiais quando comparados a de substratos naturais, mesmo após longos períodos de desenvolvimento de comunidades (Carvalho et al. 2013).

A resiliência das comunidades presentes em substratos artificiais é reforçada pelas análises de similaridade entre a composição da comunidade antes e após o tratamento. Seria esperado que quanto maior a intensidade de perturbação, menor seria a similaridade da placa após o tratamento quando comparada com a comunidade anterior à aplicação do tratamento, já que novas espécies poderiam colonizar o espaço aberto ou algumas espécies se favoreceriam com a abertura do espaço, aumentando sua porcentagem de cobertura. Porém não houve diminuição da similaridade com o aumento da intensidade de perturbação, indicando que as comunidades rapidamente voltam à situação de equilíbrio anterior ao tratamento.

Alguns fatores podem ter influenciado a resiliência das comunidades estudadas. A escala temporal em que os experimentos foram desenvolvidos foi restrita, apenas 4 meses. Assim, quando foram abertos os espaços pela perturbação, a probabilidade de haver recrutamento dos propágulos das mesmas espécies que colonizaram as placas no início do experimento foi alta. Várias espécies marinhas apresentam período reprodutivo igual ou superior à 4 meses, ou mesmo, produção de larvas ao longo de todo o ano, com pico reprodutivo extenso, como por exemplo a ascídia colonial *Didemnum perlucidum*, que apresenta larvas incubadas na túnica durante todo o ano, com o pico reprodutivo entre dezembro e abril (Kremer et al. 2009). Esta espécie possui ampla distribuição, sendo considerada criptogênica para a costa brasileira e colonizou as placas de todas as localidades estudadas.

A falta de efeito encontrada pode ter sido acentuada pelo tipo de perturbação efetuada, pois foram realizadas modificações apenas na intensidade e não na escala temporal das perturbações (frequência). A frequência de perturbação influencia a colonização de novas espécies: eventos recorrentes permitem a imigração de indivíduos na comunidade em diferentes períodos e, ainda, rompem o processo de sucessão, aumentando a mortalidade da comunidade original e dificultando o reestabelecimento de competidores dominantes que permaneceram viáveis após a perturbação. Ressalta-se que em estudos em que há a modificação da frequência de perturbação, a intensidade de perturbação é acentuada, já que, o tratamento é aplicado novamente em diferentes períodos, gerando resultados que confundem o efeito de escalas temporais com a intensidade de perturbação (Benedetti-Cecchi 2003). Estudos que modificaram apenas a frequência de perturbação não observaram diferenças nas comunidades nas diferentes frequências, fato explicado pela grande

abundância de espécies oportunistas que rapidamente reocupam os espaços gerados pela perturbação (Cifuentes et al. 2007).

Além da influência do período, a proporção entre o perímetro e a área (P:A) gerada pela perturbação tem influência direta no padrão de reocupação na comunidade. Grandes perturbações apresentam menor relação P:A e, conseqüentemente, a influência das espécies vizinhas à perturbação que permanecem nas unidades amostrais é menor (Sousa 1984), ou seja, menor a probabilidade da comunidade voltar ao estágio inicial. Em um estudo realizado na costa brasileira a relação perímetro/área foi determinante para a modificação das comunidades incrustantes avaliadas (Xavier et al. 2008). Neste delineamento experimental, foram aplicadas perturbações circulares com áreas gradativamente maiores, causando concomitantemente uma diminuição da relação P:A. A perturbação realizada no presente estudo consistia na retirada de números diferentes de pequenas áreas (6.25 cm²). Este tipo de perturbação apresenta uma grande relação P:A, facilitando o restabelecimento da comunidade inicial, principalmente devido à grande abundância de espécies coloniais e seu crescimento lateral. De fato, o processo de sucessão é mais previsível e a probabilidade do sistema se reestabelecer é maior quando mais indivíduos permanecem na comunidade (Turner 2010).

Neste contexto conclui-se que a abertura não seletiva de espaços causada pela perturbação não modifica as comunidades estudadas. Por outro lado, as mesmas comunidades apresentaram profundas modificações quando submetidas a diferentes regimes de predação (capítulo I). A predação é considerada uma forma de perturbação na comunidade, porém de modo seletivo. A perturbação seletiva difere da não seletiva pela diminuição de porcentagem de cobertura de espécies com características biológicas mais vulneráveis à predação. Ainda, consiste em uma perturbação contínua, já que os predadores atuam constantemente na retirada destas espécies. Ressalta-se que comunidades dominadas por ascídias são bastante comuns em áreas de risco, com grande impacto antropogênico, e são resilientes quando existe baixa pressão de predadores (Osman et al. 2010). Este cenário vai de acordo com o observado no presente estudo, já que unidades amostrais submetidas à predação tiveram suas comunidades alteradas e este padrão foi principalmente causado pela diminuição de abundância das ascídias (capítulo I), sendo de menor importância para a determinação das comunidades a pequena perturbação não seletiva.

CONCLUSÃO

Ambientes com substratos artificiais são submetidos a diversos e frequentes tipos de perturbações, como presença de poluentes, mudanças nas concentrações de nutrientes, modificações nas condições hidrodinâmicas locais e perturbações mecânicas seletivas e não seletivas. Todos estes fatores afetam as comunidades incrustantes, favorecendo a colonização de espécies exóticas nestes ambientes. Assim, estas áreas atuam como refúgio para espécies exóticas, que, quando encontram condições favoráveis, podem colonizar ambientes naturais. O entendimento de quais variáveis atuam na estruturação da comunidade e permitem a formação de estados estáveis de sucessão em larga escala são passos fundamentais para que seja possível minimizar os impactos causados pelas espécies exóticas nestes ambientes e em ambientes naturais vizinhos e poder tomar decisões acertadas no manejo destas áreas. Neste trabalho foi observado que, apesar do pequeno período evolutivo de adaptação das espécies em ambientes antropizados e com substratos artificiais, as comunidades presentes nestes substratos ao longo da costa brasileira são resilientes quando submetidas a pequenas perturbações não seletivas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Lotufo TMC, Menegola C, Migotto AE, Silveira Jr N e suas equipes pelo apoio ao projeto e auxílio em campo. Aos taxonomistas Menegola C (Porifera); Altvater L, Cabral AC e Haddad MA (Cnidaria); Carrerette O. (Polychaeta); Vieira LM (Bryozoa) por gentilmente identificarem as amostras. A Padial AA pelo auxílio com as análises estatísticas. Ao CNPq pela concessão de bolsa de doutorado para LPK e bolsa produtividade para RMR.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altman S., Whitlatch R.B. (2007) Effects of small-scale disturbance on invasion success in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **342**, 15–29.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M. (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**, 19–28.
- Bando K.J. (2006) The roles of competition and disturbance in a marine invasion. *Biological Invasions*, **8**, 755–763.
- Benedetti-Cecchi L. (2003) The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. *Ecology*, 2335–2346.
- Bevilacqua S., Plicanti A., Sandulli R., Terlizzi A. (2012) Measuring more of β -diversity: Quantifying patterns of variation in assemblage heterogeneity. An insight from marine benthic assemblages. *Ecological Indicators*, **18**, 140–148.
- Britton-Simmons K.H. (2006) Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos*, **3**, 395–401.
- Byers J. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, **97**, 449–458.
- Carvalho S., Moura A., Cúrdia J., Cancela da Fonseca L., Santos M.N. (2013) How complementary are epibenthic assemblages in artificial and nearby natural rocky reefs? *Marine Environmental Research*, in press.
- Cifuentes M., Kamlah C., Thiel M., Lenz M., Wahl M. (2007) Effects of temporal variability of disturbance on the succession in marine fouling communities in northern-central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **352**, 280–294.
- Clark G.F. , Johnston E.L. (2009) Propagule pressure and disturbance interact to overcome biotic resistance of marine invertebrate communities. *Oikos*, **118**, 1679–1686.
- Clark G.F. , Johnston E.L. (2011) Temporal change in the diversity-invasibility relationship in the presence of a disturbance regime. *Ecology letters*, **14**, 52–7.
- Clark G.F., Johnston E.L., Leung B. (2013) Intrinsic time dependence in the diversity – invasibility relationship. *Ecology*, **94**, 25–31.
- Connell J. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42**, 710–723.
- Connell S.D. , Glasby T.M. (2006) Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Marine Environmental Research*, **47**, 373-387.
- Dayton P.K. (1971) Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Society of America*, **41**, 351–389.
- Dumont C., Gaymer C., Thiel M. (2011) Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biological Invasions*, **13**, 2023–2034.
- Dunstan P.K., Johnson C.R. (2004) Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia*, **138**, 285–92.

- Ferguson N., White C.R., Marshall D.J. (2013) Competition in benthic marine invertebrates: the unrecognized role of exploitative competition for oxygen. *Ecology*, **94**, 126–35.
- Fox J.W. (2013) The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 86–92.
- Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith M.D., Stohlgren T.J., Tilman D., Holle B. Von, Carey S., Ostling A., Harte J., Moral R. Del (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, **88**, 3–17.
- Goldstein L.J. , Suding K.N. (2013) Applying competition theory to invasion: resource impacts indicate invasion mechanisms in California shrublands. *Biological Invasions*, *in press*.
- Haddad N.M., Holyoak M., Mata T.M., Davies K.F., Melbourne B. A., Preston K. (2008) Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters*, **11**, 348–56.
- Hughes T.P., Bellwood D.R., Folke C., Steneck R.S., & Wilson J. (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, **20**, 380–6.
- Jackson J. (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist*, **111**, 743–767.
- Jackson J.B. , Buss L. (1975) Alleopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **72**, 5160–3.
- Janiak D.S., Osman R.W., Whitlatch R.B. (2013) The role of species richness and spatial resources in the invasion success of the colonial ascidian *Didemnum vexillum* Kott, 2002 in eastern Long Island Sound. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **443**, 12–20.
- Johnston E.L., Roberts D.A. (2009) Contaminants reduce the richness and evenness of marine communities: a review and meta-analysis. *Environmental Pollution*, **157**, 1745–52.
- Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D., Reich P. (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**, 636–8.
- Kimbro D.L., Cheng B.S., Grosholz E.D. (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecology Letters*, **16**, 821–33.
- Kremer L.P., Rocha R.M., Roper J.J. (2009) An experimental test of colonization ability in the potentially invasive *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea). *Biological Invasions*, **12**, 1581–1590.
- Levin S. & Lubchenco J. (2008) Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, **58**, 27.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, **7**, 975–989.
- Limberger R., Wickham S.A. (2012) Disturbance and diversity at two spatial scales. *Oecologia*, **168**, 785–95.
- Marins F.O., Novaes R.L.M., Rocha R.M., Junqueira A.O.R. (2010) Non indigenous ascidians in port and natural environments in a tropical Brazilian bay. *Zoologia*, **27**, 213–221.
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 167–77.
- Nandakumar K. (1996) Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and

- succession of sessile organisms. *Marine Ecology Progress Series.*, **131**, 191–203.
- Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. (2003) Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, **46**, 542–51.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O’Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2008) The vegan package. <http://cran.r-project.org/>.
- Osman R., Munguia P., Whitlatch R., Zajac R., Hamilton J. (2010) Thresholds and multiple community states in marine fouling communities: integrating natural history with management strategies. *Marine Ecology Progress Series*, **413**, 277–289.
- Osman R. , Whitlatch R. (1995) The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **190**, 169–198.
- Paetzold S.C. , Davidson J. (2010) Viability of golden star tunicate fragments after high-pressure water treatment. *Aquaculture*, **303**, 105–107.
- Paine R. (1984) Ecological determinism in the competition for space. *Ecology*, **65**, 1339–1348.
- Palumbi S., McLeod K., & Grünbaum D. (2008) Ecosystems in action: lessons from marine ecology about recovery, resistance, and reversibility. *BioScience*, **58**, 33.
- Perrings C., Mooney H., Williamson M. (2010) The problem of biological invasions. In Perrings, C., Mooney, H., Williamson, M. (eds) (2010) *Bioinvasions and globalization: ecology, economics, management and policy*. Oxford University Press, Oxford, 1–16.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reinhardt J., Hudson D. (2012) A review of the life history, invasion process, and potential management of *Clavelina lepadiformis* Müller, 1776: a recent invasion of the northwest Atlantic. *Management of Biological Invasions*, **3**, 1–13.
- Rowles A.D., O’Dowd D.J. (2006) Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biological Invasions*, **9**, 73–85.
- Santos L.A.H., Ribeiro F. V., Creed J.C. (2013) Antagonism between invasive pest corals *Tubastraea spp.* and the native reef-builder *Mussismilia hispida* in the southwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **449**, 69–76.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O’Connor M.I., Rice W.R. (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 465–71.
- Sheil D., Burslem D.F.R.P. (2013) Defining and defending Connell’s intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 571–2.
- Simkanin C., Davidson I.C., Dower J.F., Jamieson G., Therriault T.W. (2012) Anthropogenic structures and the infiltration of natural benthos by invasive ascidians. *Marine Ecology*, **33**, 499–511.
- Sousa W. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353–391.
- Stachowicz J., Byrnes J. (2006) Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series*, **311**, 251–262.
- Stachowicz J., Whitlatch R., Osman R. (1999) Species Diversity and Invasion Resistance in a

Marine Ecosystem. *Science*, **286**, 1577–1579.

- Svensson J., Nylund G., Cervin G. (2013) Novel chemical weapon of an exotic macroalga inhibits recruitment of native competitors in the invaded range. *Journal of Ecology*, 140–148.
- Turner M. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, **91**, 2833–2849.
- Tyrrell M.C., Byers J.E. (2007) Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **342**, 54–60.
- Valdivia N., Heidemann a, Thiel M., Molis M., Wahl M. (2005) Effects of disturbance on the diversity of hard-bottom macrobenthic communities on the coast of Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **299**, 45–54.
- Valentine P.C., Carman M.R., Blackwood D.S., Heffron E.J. (2007) Ecological observations on the colonial ascidian *Didemnum* sp. in a New England tide pool habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **342**, 109–121.
- Xavier E., Gama B., Porto T. (2008) Effects of disturbance area on fouling communities from a tropical environment: Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, **56**, 73–84.
- Van Riel M.C., Healy E.P., van der Velde G., bij de Vaate A. (2007) Interference competition among native and invader amphipods. *Acta Oecologica*, **31**, 282–289.

A LATITUDE E A INTRODUÇÃO DE ESPÉCIES: A INTENSIDADE DA RESISTÊNCIA BIÓTICA É MAIOR NOS TRÓPICOS?

(Artigo formatado para a revista Biological Invasions)

RESUMO

A distribuição latitudinal das espécies é um dos padrões mais robustos e intrigantes na biogeografia. Interessantemente, espécies exóticas parecem seguir os mesmos padrões de distribuição latitudinal do que espécies nativas em regiões não tropicais. No entanto, áreas tropicais apresentam baixa riqueza de espécies exóticas. Uma das possíveis explicações para esta baixa riqueza de espécies exóticas em regiões tropicais seria a hipótese de maior intensidade das interações bióticas nos trópicos, tendo como consequência maior resistência ambiental à introdução de espécies. Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi avaliar a presença de espécies exóticas e testar dois mecanismos de resistência biótica, a predação e a disponibilidade de recurso (substrato livre) em uma perspectiva latitudinal. Para isso, dois experimentos foram executados em quatro localidades, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27° S. O presente estudo demonstrou que as comunidades marinhas incrustantes presentes em substratos artificiais ao longo da costa brasileira não seguem o padrão de correlação negativa entre o número de espécies e latitude. Não foi observado declínio do número de espécies exóticas nem da proporção do número de espécies exóticas relativa à riqueza total de espécies locais nas regiões tropicais. Em acordo à falta de padrão, também não foi observado aumento da intensidade de interações bióticas em sentido às menores latitudes, tanto para a predação quanto para ocupação de espaço. Desta forma observa-se que o padrão sugerido de menor bioinvasão marinha nos trópicos não foi observado na costa brasileira e que comunidades de substratos artificiais são fortemente controladas por predadores, porém bastante resilientes à liberação de espaço, independentemente da latitude estudada.

Palavras-chave: bioinvasão, competição, comunidade marinha incrustante, perturbação, predação.

INTRODUÇÃO

O transporte antropogênico e a consequente introdução de espécies exóticas é um dos grandes problemas ambientais enfrentados na nossa sociedade atualmente (Sala et al. 2000; Dudgeon et al. 2006; Perrings et al. 2010), podendo, inclusive, ser considerada uma forma de mudança global (Ricciardi 2007). Vários são os registros de introduções bem-sucedidas nos ecossistemas marinhos. Estas introduções podem ser responsáveis por desequilíbrios em comunidades naturais e quando não controladas causam severos danos ambientais e também impactos econômicos significativos (Bax et al. 2003; Occhipinti-Ambrogi 2007; Lodge et al. 2012). Desta forma, faz-se necessário entender os padrões de distribuição de espécies exóticas no novo ambiente, principalmente quando se trata do ambiente marinho, em que as barreiras físicas são menos evidentes e a dispersão não é um fator tão limitante como no ambiente terrestre.

A distribuição latitudinal das espécies é um dos padrões mais robustos e intrigantes na biogeografia e pressupõe que a diversidade de espécies é inversamente relacionada à latitude (Pianka 1966; Roy et al. 1998; Hillebrand 2004; Mannion et al. 2014), ou seja, existe uma maior riqueza de espécies nas regiões tropicais quando comparadas a regiões temperadas. Apesar de bastante estudada, a distribuição da riqueza de espécies ao longo do gradiente latitudinal para ambientes marinhos e suas causas ainda são objetos de discussões (Arntz and Gili 2001) e muitas vezes apresentam padrões não tão consistentes como no ambiente terrestre. Em uma revisão sobre a distribuição de macroalgas, foi observado um padrão atípico, em que os gêneros de algas apresentaram maior diversidade nas áreas temperadas, porém espécies da Ordem Bryopsidales tiveram maior diversidade nos trópicos (Kerswell 2006). Bactérias marinhas apresentam um padrão de distribuição de diversidade sazonal, sendo o pico de diversidade observado no inverno em regiões temperadas, indo contra ao padrão de macroorganismos que, além de apresentarem maior riqueza nos trópicos, não apresentam influência sazonal no padrão de distribuição (Ladau et al. 2013). Ainda, alguns fatores locais parecem ser decisivos para a distribuição das espécies, por exemplo, Macpherson (2002) encontrou uma maior riqueza entre 30° e 10° N e um declínio ao redor do equador devido à influência da desembocadura do Rio Amazonas. Ainda, neste mesmo estudo, no Atlântico leste, foi encontrada uma redução da riqueza nas proximidades de áreas de ressurgência em áreas tropicais e subtropicais.

Um estudo anterior demonstrou que espécies exóticas parecem seguir os mesmos padrões de distribuição latitudinal que espécies nativas em regiões não tropicais. Em uma revisão, Sax (2001) observou que, em áreas não tropicais, espécies exóticas apresentam uma diminuição numérica com o aumento da latitude. No entanto, áreas tropicais apresentam baixa riqueza de espécies exóticas. A

baixa riqueza de espécies exóticas nas áreas tropicais é observada por outros estudos (Rejmanek 1996 apud Guo et al. 2012; Lonsdale 1999). Porém alguns padrões contraditórios são observados, sugerindo que mais estudos são necessários para a compreensão dos padrões de distribuição de espécies exóticas. Pyšek e Richardson (2006) compararam o número de espécies exóticas de plantas e observaram uma tendência de um maior número de espécies exóticas em latitudes intermediárias. No entanto, a taxa de naturalização, considerada pelos autores como a porcentagem de espécies naturalizadas relativa ao número total de espécies exóticas, decresce com o aumento latitude, com altas taxas de naturalização nas áreas tropicais.

Os trabalhos acima citados foram realizados utilizando organismos terrestres e dulcícolas como modelo, no entanto, o mesmo padrão de riqueza de espécies exóticas tem sido encontrado em estudos realizados nos ecossistemas marinhos. Apesar disto, ainda são poucos os estudos que analisaram a distribuição de espécies exóticas em uma perspectiva latitudinal e os resultados são inconclusivos. Ruiz e colaboradores (2006) encontraram um declínio no número de espécies exóticas na costa Pacífica da América do Norte, com o Alasca apresentando um número muito menor de espécies introduzidas quando comparado com áreas temperadas norte-americanas. No oceano Antártico, apesar de alguns registros de espécies introduzidas, não há evidência de estabelecimento destas espécies na região (Barnes et al. 2006). Apesar de novos registros de distribuição de alguns decápodes da família Lithodidae (Aronson et al. 2007), não existe evidência de uma introdução antropogênica destes organismos no oceano antártico, apenas uma ampliação natural de distribuição destas espécies (Griffiths et al. 2013). Em um estudo realizado na Austrália, entre as 58 espécies introduzidas, 49% foram detectadas em portos tropicais, enquanto 81% em portos de áreas temperadas, sendo observada uma relação positiva entre o número de espécies exóticas e a latitude (Hewitt 2002). Em uma revisão sobre a distribuição global de ascídias, foi observado que as áreas temperadas apresentam a maioria dos registros de introdução (Shenkar and Swalla 2011). Da mesma forma, na costa atlântica norte-americana, a riqueza de espécies não nativas de ascídias é maior para áreas temperadas (Connecticut: seis espécies) do que para áreas tropicais (Panamá: 4 espécies; Freestone et al. 2013).

Uma das possíveis explicações para a diferença da riqueza de espécies exóticas ao longo do gradiente latitudinal seria a hipótese da força das interações bióticas e fatores abióticos (Sax 2001). Segundo esta, a baixa riqueza de espécies exóticas nos polos seria decorrente de condições abióticas extremas que limitariam o estabelecimento de sucesso das espécies, apesar de análises de modelagem ecológica de nicho demonstrarem que para algumas espécies os fatores abióticos não são fatores limitantes para a distribuição destas (De Rivera et al. 2011). Por outro lado, nos trópicos, haveria uma maior força nas interações bióticas, que seriam as responsáveis por limitar a

colonização de novas espécies nestes ambientes (Sax 2001). Em uma revisão recente da literatura, foi observado que as baixas latitudes apresentam interações bióticas mais intensas em 77% dos estudos avaliados e nenhum estudo aponta uma maior interação biótica nas maiores latitudes (Schemske et al. 2009). Em estudos realizados na costa atlântica norte-americana, habitats com refúgio apresentaram mais espécies do que habitats sem refúgio na região tropical, porém esta diferenciação não foi encontrada em ambientes não tropicais, indicando uma maior taxa de predação nas áreas tropicais (Freestone e Osman 2011). Ainda, a predação reduziu a riqueza de espécies nos trópicos de duas a dez vezes em placas submetidas à predação quando comparadas com placas não submetidas a predadores e nenhum efeito foi observado em áreas não tropicais (Freestone et al. 2011). Para comunidades incrustantes, a predação (Dumont et al. 2011) se mostra como um fator determinante para o controle e impedimento da colonização de espécies exóticas. Porém, estudos que testem o efeito das interações bióticas na bioinvasão em uma perspectiva latitudinal são escassos. Em um estudo utilizando gaiolas de exclusão de predadores, foi observada uma maior resistência biótica em áreas tropicais do que temperadas para espécies de ascídias não nativas (Freestone et al. 2013). O mesmo padrão, de aumento de resistência biótica de comunidades nativas nas menores latitudes, foi encontrado em uma meta-análise considerando apenas estudos realizados no ambiente marinho, no entanto este trabalho não contemplou latitudes baixas entre 0° e 20° (Kimbrow et al. 2013).

Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi compreender como ocorre a distribuição de espécies em áreas de risco ao longo da costa e quais fatores atuam para o controle de espécies exóticas nestas áreas em uma perspectiva latitudinal. Ressalta-se que, pelo nosso conhecimento, nenhum estudo com este enfoque foi realizado em ambiente artificial, com grande pressão de introdução de espécies. Especificamente, foi testada a hipótese de que haveria um declínio do número de espécies exóticas próximo ao equador que seria causado por uma maior resistência biótica nestas localidades. Dois mecanismos de resistência biótica foram testados, a predação e disponibilidade de recurso (substrato livre). As principais hipóteses testadas no presente trabalho são de que nos trópicos haveria uma maior pressão de predação e uma utilização mais eficiente do espaço do que nas maiores latitudes e, portanto, maior limitação ao estabelecimento de espécies exóticas. Desta forma, espera-se que haja uma maior diferenciação entre comunidades submetidas ou não à predação nos trópicos de que em maiores latitudes e maior invasibilidade em comunidades não submetidas à predação nos trópicos. Ainda, devido à maior força competitiva da comunidade tropical, espera-se que a aplicação de diferentes graus de perturbação, que liberam espaço para a reocupação e colonização, gere uma maior diferenciação das comunidades nos trópicos do que em

maiores latitudes. Ainda espera-se que o aumento no número de espécies introduzidas nas áreas perturbadas em regiões tropicais seja maior do que nas áreas subtropicais.

METODOLOGIA

Para avaliação do efeito da predação e perturbação na introdução de espécies em diferentes latitudes foram realizados dois experimentos em quatro pontos ao longo da costa brasileira durante os meses de verão, incluindo uma faixa de latitudes entre 3° e 27° S (Fig. 1, Capítulo 1). Os pontos amostrados foram escolhidos por serem considerados áreas de risco, pois apresentavam grande fluxos de embarcação de pequeno ou grande porte e amplas áreas de substrato artificial para a colonização da fauna marinha incrustante. Em Santa Catarina, a área escolhida foi Ribeirão da Ilha (27°44'35"S; 48°33'31"W), região de cultivo de ostras localizada ao sul da Ilha de Florianópolis. Em São Paulo, o experimento foi montado no Iate Clube Ilha Bela, Ilha Bela (23°46'27"S; 45°21'20"W), localizado no litoral norte do estado de São Paulo, no canal de São Sebastião que separa a ilha de São Sebastião da costa. Na Bahia, o experimento foi executado na Marina de Itaparica, Itaparica (12°53'21"S; 38°41'03"W) que se localiza dentro da Baía de Todos os Santos, região de características marinhas, mas com menor hidrodinamismo do que o mar aberto. No Ceará o experimento foi executado no Terminal Portuário do Pecém, São Gonçalo de Amarante (03°32'54"S; 38°48'44"W), localizado cerca de 60 km distante da capital do estado, Fortaleza.

O experimento de predação consistiu em submeter placas de polietileno de área de 144 cm² a diferentes regimes de predação, com e sem acesso de macropredadores (10 réplicas para cada tratamento). Após três meses de submersão, as placas foram retiradas, fotografadas, colocadas em solução de óleo de menta em água do mar (para relaxamento dos indivíduos) e fixadas em formalina 4% (para mais detalhes do delineamento amostral ver capítulo I). O experimento de perturbação consistiu na aplicação de diferentes intensidades de perturbação em placas de polietileno de 400 cm². Para isto foram raspadas áreas de diferentes tamanhos após o desenvolvimento de 3 meses da comunidade. Estas áreas foram de 25 cm² (6% da área da placa), 45 cm² (12% da área da placa), 100 cm² (25% da área da placa) e 200 cm² (50% da área da placa) e placas controle (sem perturbação). Cada um dos tratamentos teve cinco replicações. Depois de aplicado o tratamento, as placas foram submersas por mais um mês. Após este período de um mês, as placas foram coletadas, fotografadas, colocadas em solução de óleo de menta em água do mar e fixadas em formalina 4% (para mais detalhes do delineamento amostral ver capítulo II).

Tanto para o experimento de predação quanto de perturbação foram avaliadas a riqueza e a abundância (porcentagem de cobertura) das espécies para cada uma das placas. No experimento de

perturbação também foi avaliada a porcentagem de cobertura antes da aplicação do tratamento. A estimativa da porcentagem de cobertura foi realizada pelo método de pontos. Utilizando-se o programa GNU Image Manipulation Program 2.8, foi gerada uma grade com 50 pontos uniformemente dispostos que foi sobreposta à imagem de cada uma das placas. Foram registradas as espécies sob cada um dos pontos. Para a identificação acurada das espécies, quando não era possível a identificação por meio de fotos, os organismos foram retirados das placas e identificados sob lupa. Tanto para as placas de predação como de perturbação cada um dos organismos presentes foi identificado e classificado como nativo, introduzido ou criptogênico baseado nas bibliografias (ANEXO I).

Foram comparadas a riqueza total de espécies, a riqueza de espécies consideradas introduzidas e a proporção de espécies introduzidas, considerada como a riqueza de espécies introduzidas dividida pela riqueza total encontrada para cada localidade de estudo. O efeito dos tratamentos ao longo das latitudes sobre as variáveis descritas acima foi analisado por ANOVA bifatorial. Para o experimento de perturbação apenas o tratamento de retirada de 50% da comunidade foi incluído na ANOVA e foi comparado com as placas controle.

Para avaliar o efeito dos tratamentos ao longo das latitudes na composição da comunidade, foram gerados valores de dissimilaridade utilizando-se o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis calculado pelo pacote R 2.15.1 (R Core Team, 2012, função `vegdist`, pacote `vegan`). Para o experimento de predação, oito pares de placas representando cada um dos dois tratamentos foram sorteados para cada uma das localidades e a dissimilaridade foi calculada par a par ($n=8$). Para o experimento de perturbação foi calculada a dissimilaridade de todas as intensidades de perturbação (0, 6%, 12%, 25% e 50% da área da placa raspada) para cada local ($n=5$).

RESULTADOS

No total 105 morfoespécies colonizaram as placas de predação e perturbação ao longo do desenvolvimento dos experimentos. Destas 39 não puderam ser identificadas em nível específico, 32 espécies são consideradas criptogênicas, 19 espécies são nativas da costa brasileira e 15 foram introduzidas para a costa brasileira (Tabela 1). Apenas quatro espécies foram registradas para todas as localidades estudadas, as ascídias *Didemnum perlucidum* (criptogênica), *Diplosoma listerianum* (criptogênica) e *Ascidia sydneiensis* (exótica) e o briozoário incrustante *Schizoporella cf. pungens* (criptogênica).

Foi observada maior riqueza de espécies nas latitudes intermediárias, São Paulo e Bahia, com 48 morfoespécies identificadas. Santa Catarina apresentou o menor número de espécies (30), enquanto o Ceará apresentou 39 espécies. Deste total seis são consideradas introduzidas para Santa Catarina e São Paulo, sete para a Bahia e cinco para o Ceará. A proporção de espécies introduzidas em relação à riqueza local foi mais alta para Santa Catarina (20%), seguida da Bahia (14%), Ceará (13%) e São Paulo (12%), não apresentando padrão latitudinal linear (Figura 1).

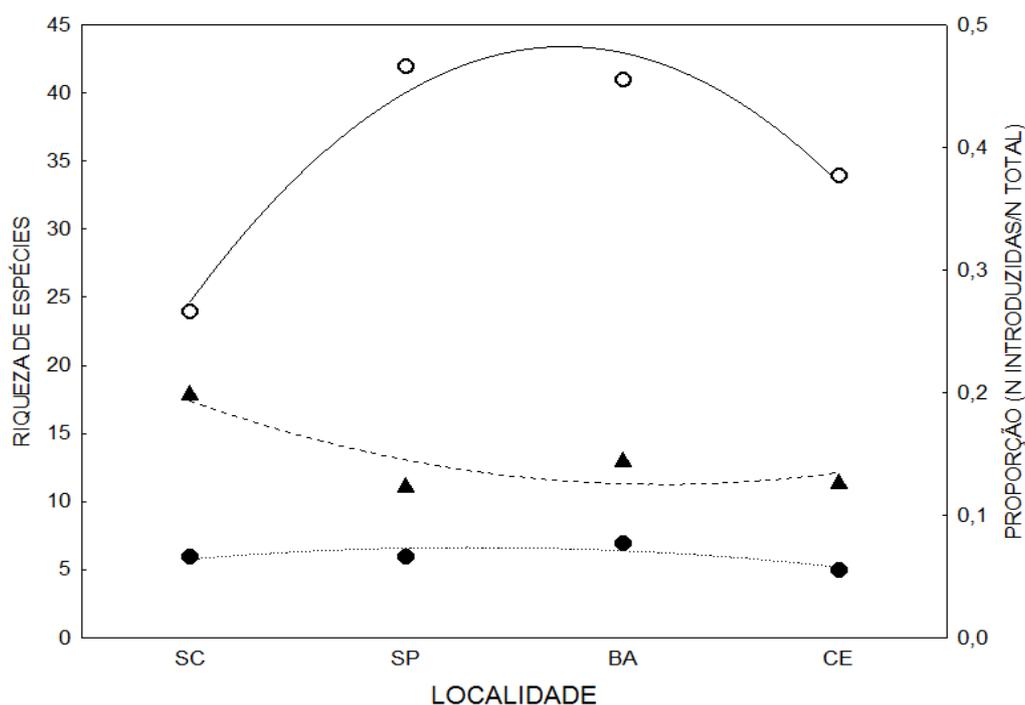


Figura 1: Riqueza total de espécies não exóticas (círculos vazados), riqueza de espécies exóticas (círculos completos) e proporção de espécies exóticas em relação ao número total de espécies (triângulos – eixo Y à direita) ao longo do gradiente latitudinal: SC (Santa Catarina) - sul; SP (São Paulo); BA (Bahia); CE (Ceará) - norte.

Considerando-se o efeito da predação sobre a riqueza e abundância de espécies introduzidas, observou-se interação entre localidade e tratamento (Tabela 2; Figura 2) tanto para a proporção de espécies introduzidas como para sua abundância.

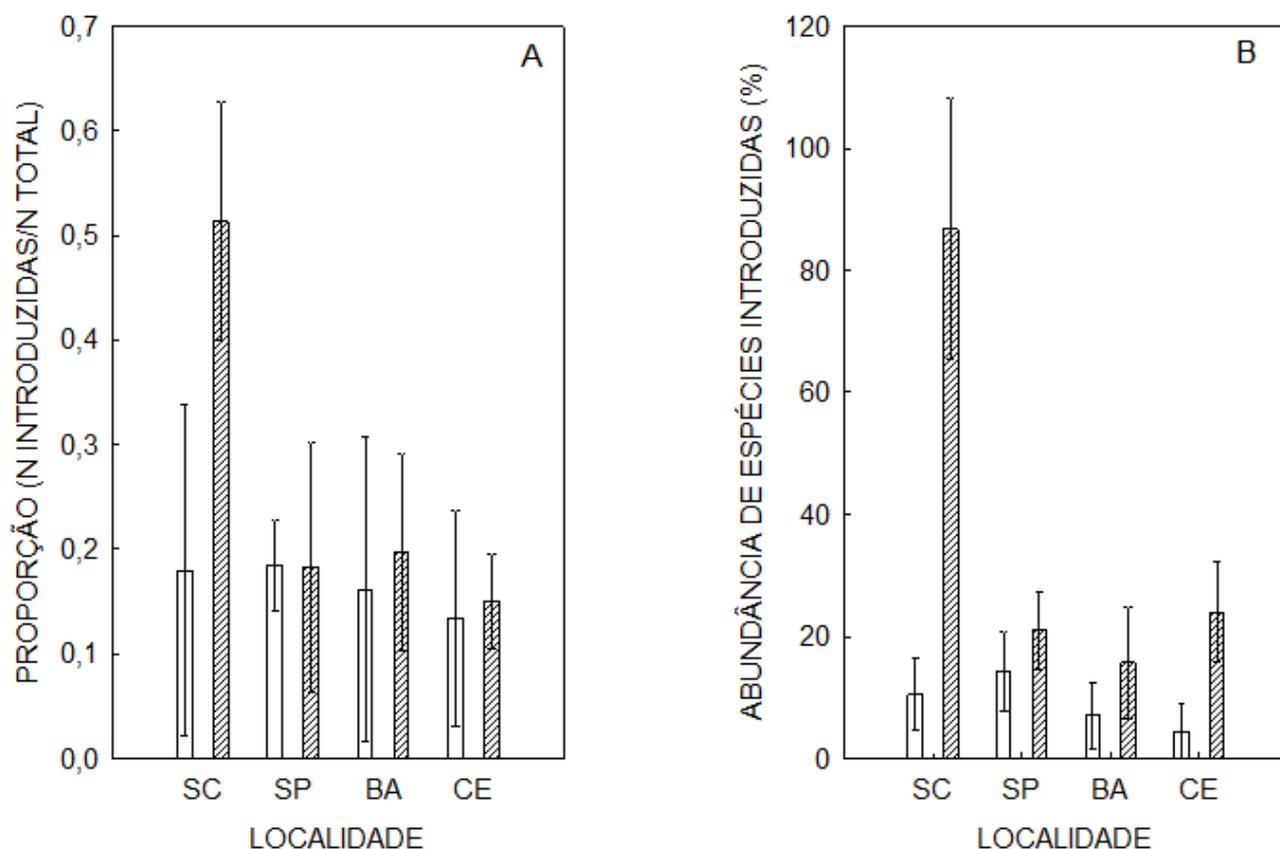


Fig. 2: Proporção de espécies introduzidas em relação à riqueza total de espécies (A; média \pm IC 95%) e porcentagem de cobertura (B; média \pm IC 95%) nos tratamentos com (barras sem preenchimento) e sem (barras hachuradas) predadores no gradiente latitudinal: SC (Santa Catarina) - sul; SP (São Paulo); BA (Bahia); CE (Ceará) - norte.

Tabela 2: Resultados da análise de variância relativos aos dados de proporção (riqueza de introduzidas/ número total de espécies) e abundância de espécies introduzidas em diferentes latitudes nos tratamentos com e sem predadores.

	Variáveis	g.l.	MQ	F	p
PROPORÇÃO	Latitude	3	0.15	7.37	<0.001*
	Tratamento	1	0.15	7.14	<0.001*
	Latitude*Tratamento	3	0.12	5.78	<0.001*
	Erro	52	9.4		
ABUNDÂNCIA	Latitude	3	5807.01	31.36	<0.001*
	Tratamento	1	14494.28	78.27	<0.001*
	Latitude*Tratamento	3	5248.74	28.34	<0.001*
	Erro	67	185.18		

O tratamento de perturbação (retirada de 50% da comunidade) não afetou a proporção e abundância de espécies exóticas quando comparadas as placas controle e tratamento de retirada de 50% da comunidade. A proporção de espécies exóticas e a abundância de espécies exóticas nas placas variou com a latitude, mas não foi observado efeito do tratamento, nem da interação entre o tratamento e a localidade (Tabela 3; Fig 3).

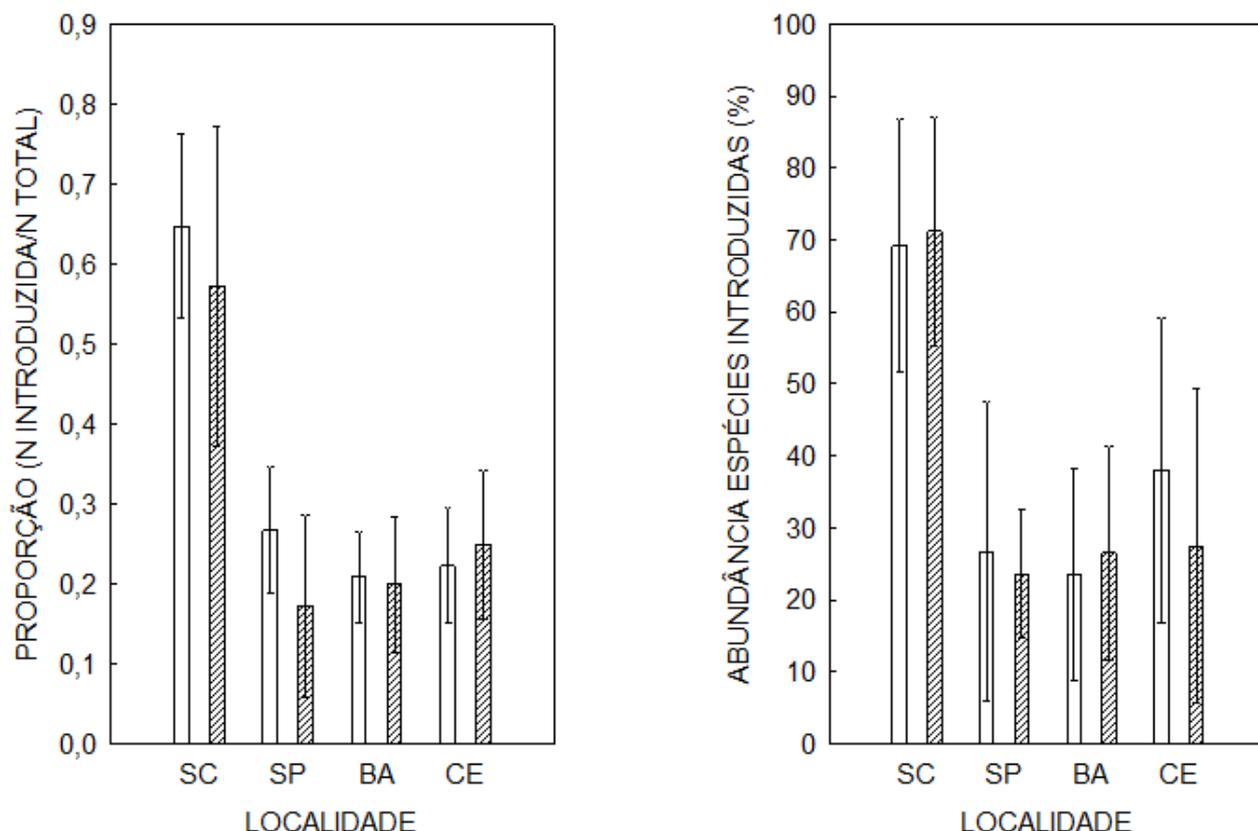


Fig. 3: Proporção de espécies introduzidas em relação ao número total de espécies (A) e porcentagem de cobertura de espécies introduzidas (B) ao longo do gradiente latitudinal (SC: Santa Catarina-sul; SP: São Paulo; BA: Bahia; CE: Ceará-norte), das placas controle (barras brancas) e do tratamento de liberação de espaço (retirada de 50% da comunidade; barras hachuradas).

Tabela 3: Resultados da análise de variância relativos aos dados de proporção (riqueza de introduzidas/ número total de espécies) e abundância de espécies introduzidas nas placas controle e após 1 mês da retirada de 50% da comunidade.

	Variáveis	g.l.	MQ	F	p
PROPORÇÃO	Latitude	3	0.34	57.93	<0.001*
	Tratamento	1	0.01	2.21	0.14
	Latitude*Tratamento	3	0.007	1.20	0.33
	Erro	28	0.005		
ABUNDÂNCIA	Latitude	3	4570.83	25.24	<0.001*
	Tratamento	1	41.54	0.23	0.63
	Latitude*Tratamento	3	79.20	0.43	0.73
	Erro	29	181.07		

O espaço vazio diferiu nas diferentes latitudes, tanto nas placas de predação (144 cm² de área total) quanto nas placas submetidas à liberação de espaço (200 cm² de área total). Em ambos experimentos houve um aumento linear da quantidade de espaços livres em direção aos trópicos (Figura 4).

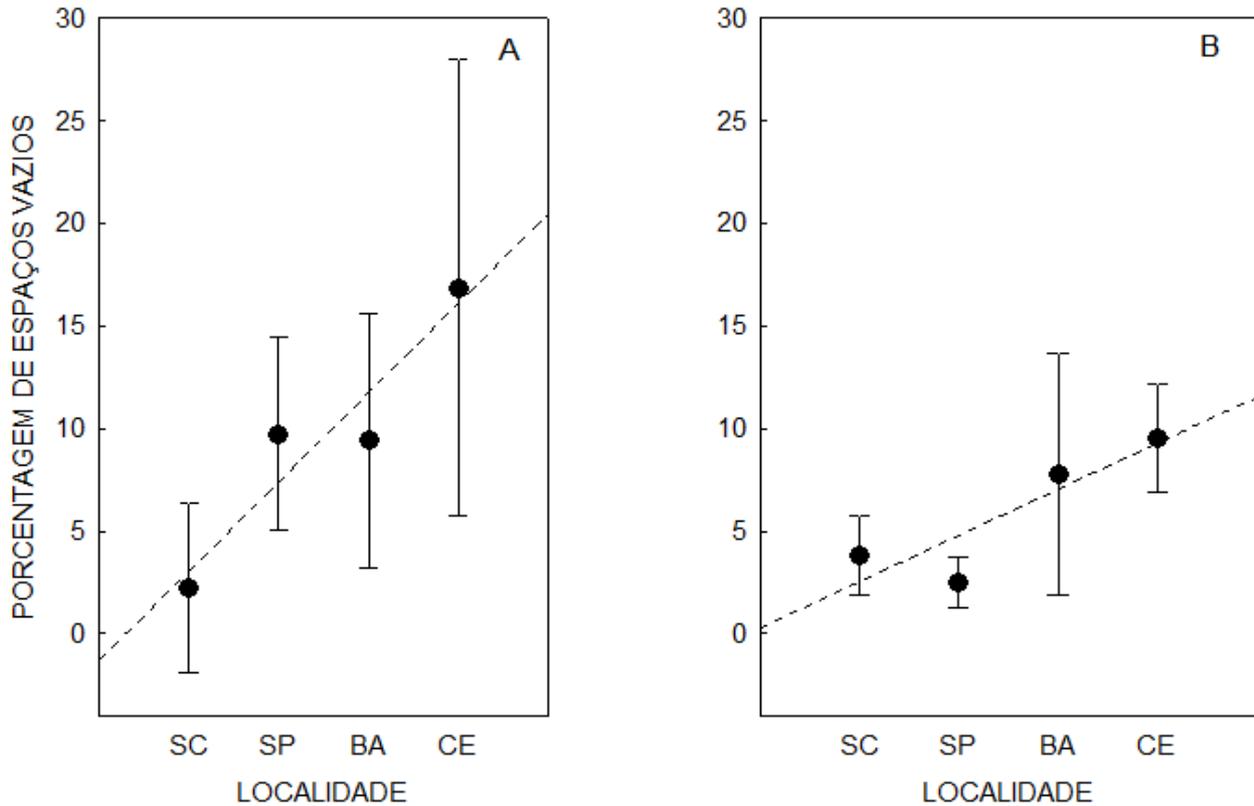


Figura 4: Porcentagem de espaços vazios nas placas dos experimentos de predação em que não houve acesso de predadores (A; $R^2 = 0.30$; $F_{(1,28)} = 12.22$; $P < 0.05$) e nas placas de experimento de remoção da comunidade antes da aplicação do tratamento de retirada da comunidade (B; $R^2 = 0.12$; $F_{(1,82)} = 10.81$; $P < 0.05$) nas diferentes localidades (SC: Santa Catarina-sul; SP: São Paulo; BA: Bahia; CE: Ceará - norte).

A dissimilaridade entre os tratamentos no experimento de exclusão de predadores apresentou altos índices em todas as localidades estudadas, porém não houve padrão de aumento da dissimilaridade em direção a regiões tropicais (Fig. 5A). A dissimilaridade entre as comunidades submetidas a diferentes intensidades de perturbação apresentou baixos índices nas localidades estudadas, também não sendo observado padrão latitudinal (Fig. 5B).

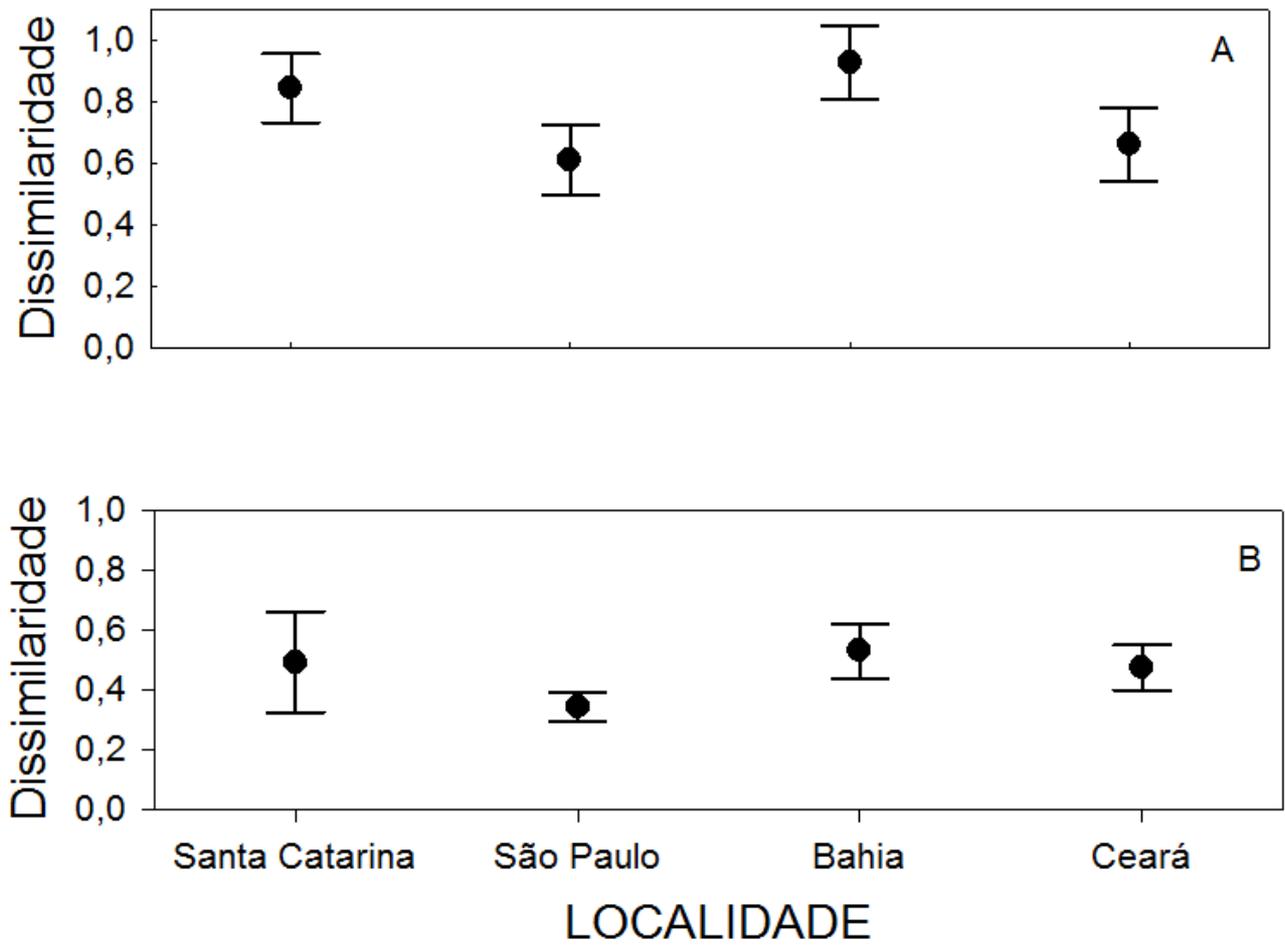


Figura 5: Dissimilaridade das placas submetidas a diferentes tratamentos de predação (A) (n = 8) e liberação de espaço (B) (n = 5) nas diferentes localidades (Santa Catarina - sul; São Paulo; Bahia; Ceará - norte).

DISCUSSÃO

O presente estudo demonstrou que as comunidades marinhas incrustantes presentes em substratos artificiais ao longo da costa brasileira não seguem o padrão de correlação negativa entre o número de espécies e latitude. Desconsiderando as espécies exóticas, o número de espécies classificadas como nativas, criptogênicas e morfoespécies que não tiveram seus status definidos, teve o pico de riqueza em São Paulo e Bahia (42 espécies em cada) nas latitudes de 23° e 12°S, respectivamente. O litoral de São Paulo situa-se na área transicional dos climas tropical e subtropical. Observando a tabela de espécies pode ser constatado que tanto espécies da área tropical quanto da área subtropical ocorrem na região, sendo que a grande riqueza do litoral de São Paulo já foi destacada por outros estudos na região (Amaral et al. 2010; Dias et al. 2012). A Baía de Todos os Santos, também é reconhecida pela grande biodiversidade marinha, sendo considerada a região de maior diversidade de corais do sul do Oceano Atlântico e com grande número de espécies endêmicas (Leão et al. 2003; Marins et al. 2008; Cruz et al. 2009). Apesar de um número relativamente grande de espécies registradas, a riqueza de espécies do presente trabalho foi muito baixa quando comparada a outros estudos. Em um trabalho recente com um delineamento amostral similar, no qual placas ficaram submersas por um período de 3 meses, foram encontradas cerca de 100 espécies na costa Atlântica do Panamá (Freestone et al. 2011). De fato, a região caribenha é considerada hotspot de diversidade (Myers et al. 2000; Miloslavich et al. 2010; Tittensor et al. 2010).

Inúmeros estudos demonstram uma correlação negativa entre o número de espécies e a latitude nos ambientes marinhos (Roy et al. 1998; Hillebrand 2004; Freestone et al. 2011), porém este padrão e suas causas ainda não são um consenso na literatura e alguns trabalhos não tem encontrado esta relação (Cruz-Motta et al. 2010). Um estudo realizado utilizando organismos marinhos bentônicos como modelo encontrou um pico de diversidade entre 10 e 20° de latitude, indo ao encontro ao observado para as comunidades estudadas neste trabalho (Powell et al. 2012). Ressalta-se que o presente estudo foi realizado em uma escala temporal restrita e, devido ao delineamento amostral, selecionou espécies com determinadas características biológicas, tais como utilização rápida do recurso disponível, rápido desenvolvimento, produção contínua de larvas, entre outros. Desta forma, houve uma limitação no número de espécies encontradas. Esta limitação fica evidente quando os dados são comparados com outros estudos realizados nas mesmas localidades. Em um levantamento rápido de espécies realizado no Iate Clube de Ilha Bela, SP, foram encontradas 89 espécies (Marques et al. 2013). Apesar deste levantamento também ter amostrado organismos bentônicos vágeis, este número é muito superior ao encontrado aqui (48 espécies).

Ainda, na fazenda de ostra em Florianópolis foram registradas 14 espécies de ascídias (Rocha et al. 2009), enquanto no presente trabalho foram registradas 9 espécies de ascídias para a região. Apesar das limitações citadas acima, o experimento realizado foi igual para todas as localidades, tornando viável a comparação da riqueza de espécies nas diferentes latitudes.

Apesar de a latitude ser frequentemente citada como um fator determinante nos padrões de introdução de espécies (Lonsdale 1999; Sax 2001), não foi observado declínio do número de espécies exóticas nem da proporção de espécies exóticas relativo à riqueza total de espécies nas regiões tropicais. Cabe ressaltar que na região de São Sebastião 142 espécies foram encontradas. Destas 15 foram consideradas introduzidas (Marques et al. 2013), o que gera uma proporção de 0.11, comparada com a proporção de 0.13 encontrada para mesma região neste estudo. Da mesma forma, no cultivo de ostras estudado, Rocha e colaboradores (2009) encontraram 14 espécies de ascídias, das quais 3 são consideradas exóticas, gerando uma proporção igual à encontrada, 0.2. Assim, apesar da limitação do delineamento amostral (explicitado acima) a proporção de espécies exóticas encontrada neste estudo é similar àquela de levantamentos mais extensos realizados na costa brasileira.

Uma das possíveis explicações para a ausência de padrão na proporção de espécies exóticas seria a restrição da extensão da latitude estudada, pois o limite sul do presente estudo (27°S) não se estende muito além do limite da região tropical. Este não parece ser um fator limitador, já que a partir de 23° de latitude sul já são encontrados padrões de aumento de riqueza de espécies exóticas em direção aos polos (Sax 2001). Além disso, analisando trabalhos realizados mais ao sul podemos perceber um declínio na proporção de espécies exóticas. Em um porto na Patagônia a 45°S no oceano atlântico ocidental foram encontradas 34 espécies, das quais apenas duas foram consideradas introduzidas para a região (Rico e Gappa 2006), gerando uma proporção inferior (0.05) à encontrada para Santa Catarina, contrário ao padrão esperado.

Trabalhos recentes têm enfatizado a importância de fatores econômicos como preditores da distribuição de espécies exóticas (Taylor e Irwin 2004). Para ambientes marinhos o principal vetor para a introdução de espécies são os navios (Ruiz et al. 2000). Estudos experimentais controlados têm demonstrado que a pressão de propágulos é um fator determinante para a efetividade da introdução de espécies (Clark e Johnston 2009). Assim, os dados de fluxo de navios poderiam ser utilizados como uma medida indireta da pressão de propágulo. Porém, comparando dados de transporte marítimo nas áreas portuárias estudadas ou próximas às áreas estudadas observa-se que São Sebastião, São Paulo apresenta um fluxo de embarcações menor (724 embarcações em 2012) que o Porto de Pecém, Ceará (955 embarcações em 2012), sendo o maior fluxo de embarcações encontrado na Baía de Todos os Santos, Bahia (1410 embarcações em 2012) (ANTAQ, 2014),

indicando que não existe relação entre o fluxo de embarcações e a proporção de espécies exóticas. De fato, o volume de água de lastro descarregado nos portos e o fluxo de embarcações são fracos preditores da pressão de propágulos no ambiente marinho, não havendo correlação entre estas variáveis e o número de espécies exóticas nos ambientes em que os portos se situam (Ruiz et al. 2013). Além disso, outros fatores como, por exemplo, a distância entre as áreas doadoras e receptoras de propágulos (Seebens et al. 2013), bem como fatores ambientais (Keller et al. 2011) são importantes agentes para a determinação do risco de invasão.

Em acordo com a ausência de padrão encontrada na proporção de espécies introduzidas, não foi observado aumento da intensidade de interações bióticas em sentido às menores latitudes. A predação foi um importante fator controlador da proporção e abundância de espécies exóticas em todas as localidades estudadas (para análise mais detalhada verificar capítulo I), porém o maior efeito foi observado em Santa Catarina, ao contrário do esperado se a resistência biótica fosse maior nos trópicos. Este resultado é contrário ao encontrado para o hemisfério norte, onde ascídias exóticas foram menos abundantes ou ausentes quando submetidas à predação em áreas tropicais e a exclusão de espécies exóticas foi três vezes maior nos trópicos do que em áreas temperadas (Freestone et al. 2013).

A falta de padrão latitudinal também foi encontrada para os experimentos de perturbação. Áreas tropicais apresentam maior número de espécies e, desta forma, maior probabilidade de utilizar integralmente seus recursos. Seguindo esta premissa, seria esperada uma maior diferenciação da proporção e abundância de espécies exóticas após a aplicação experimental da perturbação nas áreas tropicais. Se a cobertura de espécies fosse maior nas áreas tropicais e não houvesse recurso disponível para a colonização de espécies exóticas, os propágulos introduzidos não teriam espaço para o estabelecimento e a introdução falharia sem a aplicação da perturbação. Assim, a retirada da comunidade na aplicação do tratamento facilitaria a colonização e crescimento de espécies exóticas nas áreas tropicais limitadas pela falta de espaço. Por outro lado nas áreas não tropicais haveria naturalmente espaço para a colonização destes propágulos. Porém, este padrão não foi observado, sendo todas as comunidades estudadas bastante resilientes à perturbação (para mais detalhes ver capítulo II). De fato, a porcentagem de espaços vazios aumentou linearmente em direção aos trópicos em ambos os experimentos, ao contrário do esperado se interações competitivas fossem efetivamente mais intensas nos trópicos. E não foi observada maior taxa de recobrimento nas áreas tropicais ($R^2=0.10$; $F_{(1,15)}=1.68$, $P>0.05$), considerada como a porcentagem de cobertura da comunidade após 1 mês de retirada de 50% da comunidade da placa.

Além da ausência de diferença nos padrões de espécies exóticas, considerando-se toda a comunidade, também não foi observada maior interação biótica nas áreas tropicais, o que é

facilmente percebido nas análises de dissimilaridade. Seria esperado um maior índice de dissimilaridade entre os tratamentos quanto maior o efeito da predação e/ou perturbação. Desta forma, se as interações bióticas fossem mais intensas nos trópicos seria esperado um aumento nos índices de dissimilaridade em direção ao Ceará. Observando os gráficos de dissimilaridade pode ser observado que as comunidades submetidas a diferentes regimes de predação tiveram altos graus de dissimilaridade em todas as localidades estudadas, indicando que a predação é um forte agente estruturador da comunidade em todas as latitudes da costa brasileira. Por outro lado, diferentes intensidades de perturbação geraram baixos índices de dissimilaridade em todas as localidades, igualmente, sem padrão latitudinal, demonstrando que a perturbação responsável pela liberação da competição por espaço é um fraco fator de controle das comunidades estudadas em todas as localidades.

Em conclusão, comunidades marinhas incrustantes presentes em substratos artificiais em diferentes latitudes apresentam similaridade nas proporções de espécies exóticas, o que pode ser explicado pela ausência de modificação na intensidade das interações bióticas ao longo do gradiente latitudinal da costa brasileira. Estes resultados são contrários ao encontrado em grande parte dos estudos latitudinais realizados. Ressalta-se que, pelo nosso conhecimento, este foi o único trabalho realizado em áreas de risco, que apresentam grande parte dos registros de introduções e agem como porta de entrada para espécies exóticas. É possível que os altos índices de introdução encontrados nestes locais já estejam interferindo na capacidade de resistência biótica destas comunidades. Desta forma, mais estudos são necessários para compreender se a ausência de padrão também é observada para ambientes de substratos naturais ou se este padrão é exclusivo de ambientes artificiais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altman S, Whitlatch RB (2007) Effects of small-scale disturbance on invasion success in marine communities. *J Exp Mar Bio Ecol* 342:15–29. doi: 10.1016/j.jembe.2006.10.011
- Amaral A, Migotto A, Turra A, Schaeffer-Novelli Y (2010) Araçá: biodiversidade, impactos e ameaças. *Biota Neotrop.* 10: 219-262
- Arntz W, Gili J (2001) A case for tolerance in marine ecology: let us not put out the baby with the bathwater. *Sci Mar* 65:283–299.
- Aronson RB, Thatje S, Clarke A, et al. (2007) Climate Change and Invasibility of the Antarctic Benthos. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:129–54. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095525
- Barnes D, Hodgson D, Convey P, et al. (2006) Incursion and excursion of Antarctic biota: past, present and future. *Glob Ecol Biogeogr* 15:121–142. doi: 10.1111/j.1466-822x.2006.00216.x
- Bax N, Williamson A, Aguero M, et al. (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar Policy* 27:313–323. doi: 10.1016/S0308-597X(03)00041-1
- Clark GF, Johnston EL (2009) Propagule pressure and disturbance interact to overcome biotic resistance of marine invertebrate communities. *Oikos* 118:1679–1686. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17564.x
- Cruz I, Kikuchi R, Leão Z (2009) Caracterização dos recifes de corais da área de preservação ambiental da Baía de Todos os Santos para fins de manejo, Bahia, Brasil. *Rev da Gestão Costeira Integr* 9:3–23.
- Cruz-Motta JJ, Miloslavich P, Palomo G, et al. (2010) Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. *PLoS One* 5:e14354. doi: 10.1371/journal.pone.0014354
- Dias GM, Rocha RM, Lotufo TMC, Kremer LP (2012) Fifty years of ascidian biodiversity research in São Sebastião, Brazil. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 93:273–282. doi: 10.1017/S002531541200063X
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:163–82. doi: 10.1017/S1464793105006950
- Dumont C, Gaymer C, Thiel M (2011) Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biol Invasions* 13:2023–2034. doi: 10.1007/s10530-011-0018-7
- Freestone AL, Osman RW (2011) Latitudinal variation in local interactions and regional enrichment shape patterns of marine community diversity. *Ecology* 92:208–17.
- Freestone AL, Osman RW, Ruiz GM, Torchin ME (2011) Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* 92:983–93.
- Freestone AL, Rutz GM, Torchin ME (2013) Stronger biotic resistance in tropics relative to temperate zone: effects of predation on marine invasion dynamics. *Ecology* 94:1370–7.
- Griffiths H, Whittle R, Roberts S, et al. (2013) Antarctic crabs: invasion or endurance? *PLoS One.* doi: 10.1371/journal.pone.0066981
- Guo Q, Sax DF, Qian H, Early R (2012) Latitudinal shifts of introduced species: possible causes

- and implications. *Biol Invasions* 14:547–556. doi: 10.1007/s10530-011-0094-8
- Hewitt CL (2002) Distribution and Biodiversity of Australian Tropical Marine Bioinvasions. *Pac Sci* 56:213–222. doi: 10.1353/psc.2002.0016
- Hillebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am Nat* 163:192–211. doi: 10.1086/381004
- Keller RP, Drake JM, Drew MB, Lodge DM (2011) Linking environmental conditions and ship movements to estimate invasive species transport across the global shipping network. *Divers Distrib* 17:93–102. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00696.x
- Kerswell AP (2006) Global biodiversity patterns of benthic marine algae. *Ecology* 87:2479–88.
- Kimbro DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–33. doi: 10.1111/ele.12106
- Ladau J, Sharpton TJ, Finucane MM, et al. (2013) Global marine bacterial diversity peaks at high latitudes in winter. *ISME J* 7:1669–77. doi: 10.1038/ismej.2013.37
- Leão Z, Kikuchi R, Testa V (2003) Corals and coral reefs of Brazil. Cortés, J. (eds.), *Lat. Am. Coral Reefs*. Elsevier B.V.
- Lodge DM, Deines A, Gherardi F, et al. (2012) Global Introductions of Crayfishes: Evaluating the Impact of Species Invasions on Ecosystem Services. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43:449–472. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-111511-103919
- Lonsdale W (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:8–11.
- Macpherson E (2002) Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proc Biol Sci* 269:1715–20. doi: 10.1098/rspb.2002.2091
- Mannion PD, Upchurch P, Benson RBJ, Goswami A (2014) The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends Ecol Evol* 29:42–50. doi: 10.1016/j.tree.2013.09.012
- Marins BV, Brasileiro P, Barreto M, et al. (2008) Subtidal benthic marine algae of the Todos os Santos Bay, Bahia state, Brazil. *Oecologia Bras* 12:229–242.
- Marques AC, Klôh S, Migotto AE, et al. (2013) Rapid assessment survey for exotic benthic species in the São Sebastião Channel, Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 41:265–285. doi: 10.3856/vol41-issue2-fulltext-6
- Miloslavich P, Díaz JM, Klein E, et al. (2010) Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PLoS One* 5:e11916. doi: 10.1371/journal.pone.0011916
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–8. doi: 10.1038/35002501
- Occhipinti-Ambrogi A (2007) Global change and marine communities: alien species and climate change. *Mar Pollut Bull* 55:342–52. doi: 10.1016/j.marpolbul.2006.11.014
- Perrings C, Mooney H, Williamson M (2010) The problem of biological invasions. In Perrings C, Mooney H, Williamson M. (eds) *Bioinvasions and globalization: ecology, economics, management and policy*. Oxford University Press, Oxford, pp 1–16.
- Pianka E (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am Nat* 100:33–46.
- Powell MG, Beresford VP, Colaianni B a. (2012) The latitudinal position of peak marine diversity in living and fossil biotas. *J Biogeogr* 39:1687–1694. doi: 10.1111/j.1365-2699.2012.02719.x
- Pyšek P, Richardson DM (2006) The biogeography of naturalization in alien plants. *J Biogeogr*

33:2040–2050. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01578.x

- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ricciardi A (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conserv Biol* 21:329–36. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x
- Rico A, Gappa JL (2006) Intertidal and Subtidal Fouling Assemblages in a Patagonian Harbour (Argentina, Southwest Atlantic). *Hydrobiologia* 563:9–18. doi: 10.1007/s10750-005-1337-4
- De Rivera CE, Steves BP, Fofonoff PW, et al. (2011) Potential for high-latitude marine invasions along western North America. *Divers Distrib* 17:1198–1209. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00790.x
- Rocha RM, Kremer LP, Baptista MS, Metri R (2009) Bivalve cultures provide habitat for exotic tunicates in southern Brazil. *Aquat Invasions* 4:195–205. doi: 10.3391/ai.2009.4.1.20
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW, Rosenberg G (1998) Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:3699–702.
- Ruiz G, Fofonoff P, Carlton J (2000) Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annu Rev Ecol Syst* 31:481–531.
- Ruiz GM, Fofonoff PW, Ashton G, et al. (2013) Geographic variation in marine invasions among large estuaries: effects of ships and time. *Ecol Appl* 23:311–20.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–4.
- Sax D (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *J Biogeogr* 28:139–150.
- Schemske DW, Mittelbach GG, Cornell H V, et al. (2009) Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:245–269. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173430
- Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–90. doi: 10.1111/ele.12111
- Shenkar N, Swalla B (2011) Global diversity of Ascidiacea. *PLoS One*. doi:10.1371/journal.pone.0020657
- Taylor BW, Irwin RE (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101:17725–30. doi: 10.1073/pnas.0405176101
- Tittensor DP, Mora C, Jetz W, et al. (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466:1098–101. doi: 10.1038/nature09329

ANEXO I

Tabela 1: Lista das espécies que colonizaram as placas dos experimentos de predação e perturbação em Santa Catarina (SC), São Paulo (SP), Bahia (BA) e Ceará (CE) com a classificação de status das espécies em cada uma das regiões e referências que indicam a classificação adotada

	SC	SP	BA	CE	STATUS DE CLASSIFICAÇÃO	Referências
Porifera						
Porifera 1	P ¹				–	–
Porifera 2	P				–	–
Porifera 3		P			–	–
Porifera 4		P			–	–
Porifera spp.	E ²	E	E	E		
<i>Mycale angulosa</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864)			P		NATIVA	Muricy & Hadju 2006
<i>Mycale magniraphidifera</i> (van Soest, 1984)			P		–	Muricy & Hadju 2006
<i>Haplosclerida</i>			P		–	–
Calcarea ni		P			–	–
Leucilla n.sp.			P		–	Cavalcanti FF, comunicação pessoal
Hydrozoa						
Bougainvillidae				P, E	–	–
<i>Bougainvillia</i> sp.	P			P, E	–	–
<i>Clytia</i> sp.	P			P, E	–	–
<i>Lafoenia</i> sp.	P			P, E	–	–
<i>Obelia bidentata</i> Clark, 1875	P				CRIOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Obelia dichotoma</i> (Linnaeus, 1758)	P				CRIOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Acharadria crocea</i> (L. Agassiz, 1862)	P				CRIOGÊNICA	Marques et al. 2013
Anthozoa						
Actiniaria	P				–	–
<i>Carijoa riisei</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860)				P	INTRODUZIDA	Marques et al. 2013
<i>Stragulum bicolor</i> Van Ofwegen & Haddad, 2011			P	P	INTRODUZIDA	Van Ofwegen & Haddad 2011

Polychaeta

<i>Branchiomma luctuosum</i> (Grube, 1870)	P, E			INTRODUZIDA	Nogueira et al. 2006
<i>Branchiomma cf. nigromaculatum</i> (Baird, 1865)	P			–	–
<i>Branchiomma patriota</i> Nogueira, Rossi & Lopez, 2006		P, E		NATIVA	Nogueira et al. 2006
<i>Bispira sp.</i>			P, E	–	–
<i>Pseudobranchiomma sp.</i>			P, E	–	–
<i>Pista nonatoi</i>		E		NATIVA	Nogueira et al. 2011
Cirratulidae			P	–	–
<i>Hydroides sp.</i>	P	P, E	P, E	–	–
Bryozoa					
<i>Aetea sp.</i>		P	P	–	–
<i>Aetea curta</i> Jullien, 1888			P	NATIVA	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Amathia sp.</i>		P		NATIVA	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Amathia brasiliensis</i> Busk, 1886		P		NATIVA	Marques et al. 2013
<i>Amathia distans</i> Busk, 1886			P	NATIVA	Marques et al. 2013
<i>Bowerbankia sp.</i>		P			–
<i>Bugula neritina</i> (Linnaeus, 1758)	P, E	P, E		CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Bugula stolonifera</i> Ryland, 1960	P, E		P	CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Calypotheca triangularis</i> (Canu & Bassler, 1928)			P	NATIVA	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Catenicella uberrima</i> (Harmer, 1957)		P		CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Celleporaria mordax</i> (Marcus, 1937)			P, E	NATIVA	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Celleporaria sp.</i>			P	–	–
<i>Cryisia sp.</i>		P		–	–
<i>Electra tenella</i> (Hincks, 1880)		P		CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Hippopodina sp.</i>		P		–	–
<i>Hippoporina indica</i> (Pillai,			P	CRIPTOGÊNICA	Vieira LM, comunicação

1978)						peçoal
<i>Parasmittina</i> n. sp. 1	P	P			–	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Parasmittina</i> n. sp. 2			P		–	Vieira LM, comunicação pessoal
<i>Licornia jolloisi</i> (Audouin, 1826)			P, E		INTRODUZIDA	Vieira et al., 2013a
<i>Savignyella lafontii</i> (Audouin, 1826)	P	P	P		CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Schizoporella cf. pungens</i> Canu & Bassler, 1928	P	P, E	P, E	P, E	CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Scrupocellaria cf. bertholetii</i> (Audouin, 1826)	P				CRIPTOGÊNICA	Vieira et al. 2013b
<i>Licornia diadema</i> (Busk, 1852)			P, E	P, E	CRIPTOGÊNICA	Vieira et al. 2013a
<i>Zoobotryon verticillatum</i> (Delle Chiaje, 1822)	P				CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Watersipora subtorquata</i> (d'Orbigny, 1852)	P				NATIVA	Marques et al. 2013
Briozoários arborescentes		E			–	–
Entoprocta						
<i>Barentsia</i> sp.				P	–	–
<i>Pedicellina</i> sp.	P				–	–
Bivalvia						
<i>Perna perna</i> (Linnaeus, 1758)		P			INTRODUZIDA	Junqueira et al. 2009
<i>Ostrea</i> sp.	P, E		P, E	P, E	–	–
Cirripedia						
<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)			P		INTRODUZIDA	Marques et al. 2013
<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gold, 1841)	P				CRIPTOGÊNICA	Carlton et al. 2011
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	P, E		P		CRIPTOGÊNICA	Marques et al. 2013
<i>Amphibalanus reticulatus</i> (Utinomi, 1967)	P, E	P, E	P, E		INTRODUZIDA	Marques et al. 2013
<i>Balanus trigonus</i> Darwin, 1854	P, E		P		INTRODUZIDA	Marques et al. 2013
Ascidacea						
<i>Clavelina oblonga</i> (Herdman,	P, E	P, E			INTRODUZIDA	Rocha et al. 2012,

1880)							Marques et al. 2013
<i>Aplidium accarens</i> (Millar, 1953)	P, E	E				CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Distaplia bermudensis</i> (Van Name, 1902)	P, E		P			NATIVA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Polyclinum constellatum</i> (Savigny, 1816)	P, E	P, E				CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
Didemnidae 1			P			–	–
Didemnidae 2				P		–	–
Didemnidae 3				P		–	–
Didemnidae 4				P		–	–
Didemnidae 5				P		–	–
<i>Didemnum</i> sp.1		P				–	–
<i>Didemnum cineraceum</i> (Sluiter, 1898)				P, E		INTRODUZIDA	Dias et al. 2013
<i>Didemnum galacteum</i> (Lotufo & Dias, 2007)				P, E		NATIVA	Dias et al. 2013
<i>Didemnum granulatum</i>				E		CRIPTOGÊNICA	Rocha e Kremer 2005
<i>Didemnum perlucidum</i> Monniot, 1983	E	P, E	P, E	E		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Didemnum psammatoedes</i> (Sluiter, 1895)		E	P, E	P, E		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013
<i>Didemnum tetrahedrum</i> Dias & Rodrigues, 2004				P		NATIVA	Dias et al. 2013
<i>Didemnum vanderhorsti</i> (Van Name, 1924)	P, E	E				NATIVA	Dias et al. 2013
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne-Edwards, 1841)	P, E	P	P, E	P		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Lissoclinum fragile</i> (Van Name, 1902)		P, E	P, E	P		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Trididemnum orbiculatum</i> (Van Name, 1902)	P, E	P, E				NATIVA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Polysyncraton</i> aff. <i>amethysteum</i> (Van Name, 1902)				E		–	Rocha e Bonnet 2009
<i>Perophora viridis</i> (Verrill, 1871)		P				CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013
<i>Ecteinascidia styeloides</i> (Traustedt, 1882)				E		INTRODUZIDA	López-Legentil S, Turon X 2007
<i>Ascidia curvata</i> (Traustedt,			E	P		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013

1882)

<i>Ascidia nordestina</i> Bonnet & Rocha, 2011		P, E	P, E	P, E	NATIVA	Bonnet & Rocha 2011
<i>Ascidia sydneiensis</i> (Stimpson, 1855)	P, E	P, E	P, E	P, E	INTRODUZIDA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013, Rocha & Kremer 2005
<i>Phallusia nigra</i> (Savigny, 1816)		P, E	P, E	P, E	CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Rhodosoma turcicum</i> (Savigny, 1816)			P, E		CRIPTOGÊNICA	Rocha et al. 2012
<i>Styela canopus</i> (Savigny, 1816)	P	P, E			CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Styela plicata</i> (Lesueur, 1823)	P, E	P, E			INTRODUZIDA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Symplegma brakenhielmi</i> (Michaelsen, 1904)		P, E	P, E	E	CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Symplegma rubra</i> (Monniot, 1972)		P, E	E	P, E	NATIVA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
Botryllinae		E	P		–	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Botrylloides nigrum</i> Herdman, 1886	P, E	P, E	P, E		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Botrylloides giganteum</i> (Pérès, 1949)	E	P, E			CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013
<i>Botryllus tabori</i> (Rodrigues, 1962)		P, E		E	NATIVA	Dias et al. 2013
<i>Botryllus sp.1</i>			E		–	–
<i>Botryllus sp. 2</i>			E		–	–
<i>Botryllus sp. 3</i>			E		–	–
<i>Botryllus sp. 4</i>			E		–	–
<i>Botryllus sp. 5</i>				E	–	–
<i>Cnemidocarpa irene</i> (Hartmeyer, 1906)		P, E			INTRODUZIDA	Dias et al. 2013
<i>Polycarpa spongiabilis</i> (Traustedt, 1883)			P		INTRODUZIDA	Dias et al. 2013
<i>Herdmania pallida</i> (Heller, 1878)		P, E	P, E	P, E	CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013
<i>Microcosmus exasperatus</i> Heller, 1878		P	P		CRIPTOGÊNICA	Dias et al. 2013, Marques et al. 2013

Ascidiacea solitária não identificada	E	E	E	–	–
Ascidiacea colonial não identificada	E		E	–	–

¹ P: Espécies que ocorreram nas unidades amostrais do experimento de predação (Capítulo I e III);

² E: espécies que ocorreram nas unidades do experimento de liberação de espaço (Capítulo II e III)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bonnet NYK, Rocha RM. 2011. The family Ascidiidae Herdman (Tunicata: Ascidiacea) in Bocas del Toro, Panama. Description of six new species. *Zootaxa* **2864**: 1-33.
- Carlton JT, Newman WA, Pitombo FB. 2011. Barnacle invasions: introduced, cryptogenic, and range expanding Cirripedia of North and South America. In: *In the wrong place – alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts*, Galil, BS, Clark, PF, Carlton, JT (eds.). Springer: New York; 159–213.
- Dias GM, Rocha RM, Lotufo TMC, Kremer LP. 2013. Fifty years of ascidian biodiversity research in São Sebastião, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* **93**: 273-282.
- Junqueira AOR, Tavares MDS, Schaeffer-Novelli Y, Radashevsky VI, Cirelli JO, Julio LM, Romagnoli FC, Santos KC, Ferreira-Silva MAG. 2009. *Zoobentos*. In: Lopes RM, Coradin L, Pombo VB, Cunha DR (Eds.), *Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas do Brasil*. Ministério do Meio Ambiente: Brasília; 145–371.
- López-Legentil S, Turon X. 2007. Lack of genetic variation in mtDNA sequences over the amphiatlantic distribution range of the ascidian *Ecteinascidia turbinata*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**(1): 405-408,
- Marques AC, Kloh AS, Migotto AE, Cabral AC, Rigo APR, Bettim AL, Razzolini EL, Matthews-Cascon H, Bardi J, Kremer LP, Vieira LM, Bezerra LEA, Haddad MA, Oliveira Filho RR, Gutierrez SMM, Miranda TP, Franklin Jr. W, Rocha RM. 2013. Rapid Assessment Survey for exotic benthic species in the São Sebastião Channel, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* **41**(2): 265-285
- Muricy G, Hajdu E. 2006. *Porifera Brasilis: guia de identificação das esponjas marinhas mais comuns do Sudeste do Brasil*. Série Livros, 17 Museu Nacional: Rio de Janeiro.
- Nogueira JMM, Rossi MCS, Lopez E. 2006. Intertidal species of *Branchiomma* Kölliker and *Pseudobranchiomma* Jones (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) occurring on rocky shores along the state of São Paulo, Southeastern Brazil. *Zoological Studies* **45**(4): 586-610.
- Nogueira JMDM., Harris L, Hutchings P, Fukuda MV. 2011. Four terebellines (Polychaeta, Terebellidae) with problematic taxonomic histories. *Zootaxa*, **26**: 1–26.
- Rocha RM, Bonnet NYK, Baptista MS, Beltramin FS. 2012. Introduced and native Phlebobranch and Stolidobranch simple ascidians (Tunicata: Ascidiacea) around Salvador, Bahia, Brazil. *Zoologia* **29**: 39–53.
- Rocha RM, Kremer LP. 2005. Introduced ascidians in Paranaguá Bay, Paraná, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* **22**: 1170–1184.
- Rocha RM, Bonnet NYK. 2009. Ascídias (Tunicata, Ascidiacea) introduzidas no Arquipélago de Alcatrazes, São Paulo. *Iheringia* **99**(1):27-35.
- Rocha RM, Kremer LP, Fehlaue-Ale KH. 2012. Lack of COI variation for *Clavelina oblonga* (Tunicata, Ascidiacea) in Brazil: evidence for its human-mediated transportation? *Aquatic Invasions* **7**: 419–423.
- Van Ofwegen LP, Haddad MA. 2011. A probably invasive new genus and new species of soft coral (Octocorallia: Alcyonacea: Clavulariidae) from Brazil. *Zootaxa* **3107**: 38–46.
- Vieira LM, Jones MES, Winston JE. 2013a. Resurrection of the genus *Licornia* for *Scrupocellaria jolloisii* (Bryozoa) and related species, with documentation of *L. jolloisii* as a non-indigenous

species in the western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **93**(7), 1911–1921.

Vieira LM, Jones MES, Winston JE. 2013. *Cradoscrupocellaria*, a new bryozoan genus for *Scrupocellaria bertholletii* (Audouin) and related species (Cheilostomata, Candidae): taxonomy, biodiversity and distribution. *Zootaxa* **3707** (1): 001–063.